ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 67
3
МАРТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 67 (1982) № 3

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

УДК (581.5+581.1) : 612.015.4 : (048.8)

Л. М. Лукьянова

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИГМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ. I. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ, СЕЗОННАЯ И СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА

L. M. LUKYANOVA. ECOLOGO-PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF PLANT PIGMENT SYSTEM STUDY. I. THE EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS, SEASONAL AND DIURNAL DYNAMICS

В первой части обзора приводятся литературные данные по влиянию основных факторов среды — света, температуры, влажности воздуха — на содержание пластидных пигментов в листьях растений. Обсуждаются вопросы о суточной и сезонной динамике содержания хлорофиллов и каротиноидов.

К. А. Тимирязев (1871) писал: «Хлорофильное зерно — это та точка, тот фокус в мировом пространстве, в котором живая сила солнечного луча переходит в химическое напряжение». Прошло более ста лет, но слова эти и сегодня не потеряли своего значения. Развитие науки привело к интереснейшим открытиям в области изучения процесса фотосинтеза и фотосинтетического аппарата. Вышли в свет монографии и сводки, многие из которых стали настольными книгами, энциклопедическими справочниками для исследователей пигментной системы растений. В их числе можно назвать работы В. Н. Любименко и В. А. Бриллиант «Окраска растений. Растительные пигменты» (1924), В. Н. Любименко «Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире» (1935), Е. Р. Гюббенет «Растение и хлорофилл» (1951), Е. Рабиновича «Фотосинтез» (1951—1959), Т. Н. Годнева «Хлорофилл, его строение и образование в растении» (1963), А. А. Шлыка «Метаболизм хлорофилла в зеленом растении» (1965), Т. Гудвина «Сравнительная биохимия каротиноидов» (1954), книги под редакцией А. А. Шлыка — «Хлорофилл» (1974), T. Goodwin — «Chemistry and biochemistry of plant pigments» (1965), L. Vernon и G. Seely — «The chlorophylls» (1966) и др.

В этих фундаментальных работах имеются разделы, посвященные влиянию различных факторов среды на содержание или соотношение компонентов пигментного комплекса зеленых пластид. Первым крупным исследованием пигментной системы в экологическом аспекте были, безусловно, работы В. Н. Любименко. На основании измерений содержания хлорофилла в листьях более 600 видов растений из различных точек земного шара была установлена закономерность: у растений светолюбивых количество хлорофилла уменьшается, а у тенелюбивых увеличивается при движении от полюсов к экватору.

К сожалению, в дальнейшем больше не появилось подобного рода работ, посвященных целиком этой интереснейшей проблеме. Отдельных же исследований, связанных с изучением влияния того или иного фактора (свет, температура, водный режим и т. п.), накопилось довольно много. Изучение поведения пигментного фонда растений в онтогенезе, а следовательно, и в зависимости от основных факторов внешней среды имеет особую ценность, так как создает возможность воздействия на фотосинтетическую продуктивность через ее основу — пигментный аппарат (Шлык, 1970; Гапоненко, 1971).

Мы сделали попытку обобщения этого материала в надежде, что это будет

интересно и полезно для специалистов — ботаников, экологов, физиологов растений.

Предлагаемый обзор состоит из двух частей. В часть I входят следующие разделы: влияние внешних факторов на накопление пигментов пластид; суточная и сезонная динамика содержания пигментов пластид.

Влияние внешних факторов на накопление пигментов пластид

Действие света

Одним из ведущих факторов внешней среды является свет. Вовлечение солнечной энергии в круговорот жизни на Земле осуществляется только растениями. В этом, по образному выражению К. А. Тимирязева, заключается их космическая роль. В отношении света растения стоят перед дилеммой: с одной стороны, прямое воздействие света на протоплазму смертельно для организма, с другой — свет служит первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь.

В работах, посвященных влиянию света на накопление пигментов, обычно исследуется действие либо его интенсивности, либо продолжительности. Однако многие исследователи занимались этими вопросами в комплексе.

В классических работах R. Willstätter и A. Stoll (1918), В. Н. Любименко (1926, 1928), C. Monfort (1948, 1950) подробно рассмотрены особенности приспособления пигментного аппарата растений к световому фактору. С тех пор в этом направлении проведено большое число исследований, однако, как видно из приводимого ниже обзора, выяснены не все стороны этого вопроса.

И. А. Шульгин (1967, 1973; Шульгин, Ходоренко, 1969) считает, что различия в максимальном содержании пигментов у растений разных видов и экотипов связаны с теми радиационными условиями, в которых происходило их формирование. Эти различия наследственно закреплены и выступают как фотоиндикаторы условий среды. Исследуя пластидный аппарат травянистых растений листопадных лесов, Т. К. Горышина с соавторами (Горышина, 1969; Горышина и др., 1974, 1975) дали характеристику путей адаптации к условиям освещения. По их данным, размеры хлоропластов и их количество в единице объема клетки довольно стабильны; изменяется оптическая плотность хлоропластов, т. е. содержание хлорофилла в каждом из них, причем этот показатель значительно выше у теневых листьев.

Затенение растений, как правило, приводит к возрастанию содержания зеленых пигментов (Вакула, 1962а, б; 1968; Шнюкова, 1968; Нестерович, Маргайлик, 1969; Клочкова, 1970; Ходжаев, Кариев, 1971; Grahl, Wild, 1972; Гвардиян и др., 1973; Новикова, 1974, и др.). У пшеницы, выращиваемой в условиях светокультуры, обнаружены снижение содержания хлорофиллов и увеличение доли каротиноидов по мере усиления освещенности от 1/8 до полного солнечного освещения (Полонский, Лисовский, 1977).

Пигментный аппарат хвойных растений более устойчив к длительному затенению, чем лиственных пород. E. Berner (1949) показал, что количество хлорофилла на единицу сырого веса у молодых хвойных увеличивается с уменьшением интенсивности света. Световая хвоя сосны, развивающаяся при освещенности около 40 тыс. лк, содержит в 1.3 раза меньше хлорофилла, чем теневая при освещенности около 4 тыс. лк (Нестерович, Маргайлик, 1962). В хвое подроста под пологом леса хлорофиллов и каротиноидов может быть почти в 2 раза больше, чем в хвое подроста на вырубке; в хвое угнетенного подроста концентрация пигментов максимальна (Чернышев, 1973). В проростках лиственницы и ели содержание хлорофиллов возрастало неодинаково: при увеличении освещенности с 90 до 4 тыс. лк в хвое лиственницы количество пигментов неуклонно росло, тогда как в хвое ели оно было значительно ниже и не увеличивалось после 2 тыс. лк (Laudi, 1964; Laudi, Fanelli, 1964). Авторы объясняют эти данные особенностями экологии лиственницы (светолюбивое) и ели (теневыносливое растение). Однако, по нашему мнению, это явление связано с разным содержанием воды в хвое (расчеты проводились на сырой

вес) и с биологическими особенностями растений (листопадное и вечнозеленое). В листьях рододендрона с открытых местообитаний содержалось меньше хлорофилла, чем в листьях из-под полога леса (Whittaker, Garfine, 1962), что совпадает с большинством полученных другими исследователями результатов.

В. Станев (1972) приводит противоречивые результаты зависимости содержания хлорофилла в листьях от интенсивности света. Одной из причин противоречий являются, по мнению автора, сложный характер зависимости и трудность исследования прямой обусловленности количества пигментов светом. Действительно, имеются данные, что на степень увеличения содержания хлорофиллов при затенении заметное влияние оказывает повышение температуры (Wieckowsky, Ficek, 1970; Guers, 1974).

Т. Н. Годнев (1971) указывал, что концентрация хлорофилла линейно зависит как от времени освещения при постоянной интенсивности, так и от количества света. Так, уменьшение продолжительности суточного освещения с 14 до 10 ч увеличило содержание хлорофилла в листьях дуба до максимальных величин, а дальнейшее укорочение длины дня при той же освещенности привело уже к снижению количества хлорофилла (Новикова, 1974).

В пластидах зеленого листа происходят взаимопревращения ксантофиллов виолаксантина и зеаксантина с участием промежуточного пигмента антераксантина, получившие название виолаксантинового цикла (Сапожников, 1967). Эти взаимопревращения связаны с влиянием света. На свету в листьях растений содержание зеаксантина увеличивается, виолаксантина уменьшается, в темноте идет обратная реакция. Интенсивность света, при которой начинаются изменения содержания зеаксантина, была названа световым порогом реакции дезэпоксидации виолаксантина. Результаты некоторых работ этого направления представляют интерес в экологическом плане. Так, оказалось, что световой порог реакции дезэпоксидации виолаксантина в условиях стационарного состояния цикла зависит от степени светолюбия растений — у светолюбивых растений (проростки гороха) он выше, чем у теневыносливых, например у гортензии (Габр, 1974). Эти данные были подтверждены на ряде растений (манжетка, аконит, ель) в естественных местообитаниях (Лукьянова, Марковская, 1974, 1975б). Изучена световая зависимость реакций взаимопревращения ксантофиллов у высокогорных растений. Теневыносливые растения субальпийской зоны способны осуществлять реакции виолаксантинового цикла при более низких интенсивностях света, чем светолюбивые растения альпийских ковров (Геворкян, Бажанова, 1971; Геворкян, 1972).

Характер световых кривых содержания пигментов виолаксантинового цикла, полученных на основании данных суточного хода (в естественных условиях) и в эксперименте (при постоянной температуре), оказался сходным. Это было показано как на светолюбивых, так и на теневыносливых растениях. По-видимому, световая зависимость реакций виолаксантинового цикла является объективным показателем отношения растений к световому фактору и может быть использована для их экологической характеристики (Лукьянова, Марковская, 1975б; Лукьянова, 1976б).

Таким образом, большинство исследователей придерживаются мнения, что существует определенная зависимость содержания пигментов пластид от интенсивности света. Как правило, при уменьшении интенсивности освещения повышаются количество хлорофилла и его доля в суммарном содержании пигментов. Содержание каротиноидов при этом обычно понижается. Однако нельзя полностью отделить влияние светового фактора от влияния других условий на содержание пигментов. Из дальнейшего изложения следует, что эта зависимость более сложная.

Влияние температуры

Исследования, посвященные влиянию температуры на содержание пигментов пластид, многочисленны. Особенно следует выделить работы минской школы физиологов под руководством Т. Н. Годнева. Ими показано (Годнев, Ротфарб, 1960), что в молодых побегах ели при —14° идет фотосинтез, но накопление хлорофиллов не происходит. Хлорофилл и каротиноиды у ели и магонии в зимнее

время образуются при температуре не ниже —2° (Годнев, Ходасевич, 1965). Кратковременное охлаждение (до 3°) проростков ячменя стимулировало синтез хлорофиллов и каротиноидов при наступлении благоприятных условий температуры и освещения (Годнев, Шабельская, 1964а).

В работах других исследователей не получено однозначных результатов по влиянию пониженных температур на накопление пигментов пластид. Например, отмечено снижение содержания зеленых пигментов под действием низкой положительной температуры (Гортикова, 1939; Андреенко, Титова, 1957; Расторгуева, 1964). При исследовании влияния заморозков на растения картофеля оказалось, что содержание хлорофилла в листьях устойчивого дикого вида остается постоянным или незначительно увеличивается, тогда как в листьях неустойчивого культурного вида через несколько суток после заморозка значительно убывает (Нюппиева, 1971, 1973; Нюппиева, Осипова, 1973). В листьях пшеницы сразу после заморозка количество хлорофилла увеличивается, а затем уменьшается (Паницкий, Коровин, 1969). По некоторым наблюдениям, даже у теплолюбивых растений — огурца, фасоли и кукурузы — общее содержание хлорофиллов под влиянием охлаждения не меняется (Соломоновский, 1969, 1971). В листьях зимневегетирующих кормовых культур на фоне разрушения пигментного комплекса наблюдалось обновление фонда пигментов (Каримов, Гиллер и др., 1974; Каримов, Чернер и др., 1974). В листьях морозоустойчивого вида (груша) более интенсивное накопление хлорофиллов коррелирует с подготовленностью к перезимовке (Семенова, Шишкану, 1970).

Изменения содержания пигментов в хвое и листьях зимне- и вечнозеленых растений отличаются определенным своеобразием, и результаты исследования влияния на этот процесс температуры противоречивы. Так, большая устойчивость вечнозеленых древесных растений в процессе акклиматизации в условиях Молдавии прямо связывается с накоплением ими значительного количества хлорофиллов (Котелевец, 1963). При осеннем пожелтении хвои сосны хлорофилл был обнаружен не в хлоропластах, а в цитоплазме, и его содержание уменьшалось в конце зимы почти в 2 раза. Степень разрушения хлорофилла осенью была различной у деревьев разных клонов и разновидностей (Perry, Baldwin, 1966).

Исследовали также зависимость от температуры содержания ксантофиллов, участвующих в виолаксантиновом цикле. В. С. Подинь (1971) показала, что у теплолюбивого растения (банан) оптимальные для прохождения реакций виолаксантинового цикла температуры выше, чем у холодостойкого (бадан). У более холодостойких растений, произрастающих на г. Арагац, интервал температур, в пределах которого осуществляется световое превращение виолаксантина, более широкий, чем у растений субальпийской зоны и предгорий (Бажанова, Геворкян, 1971б; Геворкян, 1972). Под влиянием понижения (до 4—5°) или повышения (до 40—42°) температуры происходит снижение порога видимых превращений ксантофиллов в листьях такого светолюбивого растения, как горох (Габр, 1974). В широком интервале интенсивностей света (3—35 тыс. лк) исследована температурная зависимость содержания пигментов виолаксантинового цикла в хвое ели и пихты (Лукьянова, 1976а). Оказалось, что при низкой освещенности (ниже светового порога) увеличивается содержание зеаксантина и соответственно снижается количество антераксантина при температурах 5—10 и около 40°. При более высоких интенсивностях света видимые изменения количества ксантофиллов обнаруживаются во всем изученном диапазоне температур от 5 до 40°. В этой же работе отмечено влияние условий, предшествующих опыту, на характер температурных кривых содержания ксантофиллов.

Исследования зависимости виолаксантинового цикла от внешних факторов пока немногочисленны, но представляют интерес при изучении пигментной системы в эколого-физиологическом аспекте. Таким образом, вопрос о влиянии температуры на содержание пигментов пластид нельзя рассматривать без учета влияния светового фактора, а также физиологического состояния растений, фазы их развития, условий, предшествующих отбору образцов для анализа, и т. п.

Влияние водного режима

Сравнение содержания пигментов с оводненностью листьев полярных растений показало корреляцию между ними только при сопоставлении целых групп растений. Так, например, у мезофитов наблюдалось большее содержание воды и большее количество хлорофиллов (при расчете на сырой вес листьев), у ксерофитов меньшему содержанию воды соответствовало и меньшее количество хлорофиллов. Среди отдельных видов растений колебания весьма значительны (Гортикова, 1950). Была обнаружена прямая зависимость между содержанием хлорофилла и водоудерживающей способностью в листьях древесных растений (Зелепухин В., Зелепухин И., 1967; Зелепухин В., 1969). Аналогичные данные получены Е. В. Крюковой (1971) на листьях озимой пшеницы. Л. М. Закман (1969) отметила необходимость принимать во внимание оводненность ассимилирующих органов при расчетах количества пигментов у различных растений при их сравнении.

Таковы основные результаты работ по действию различных факторов на содержание пигментов в листьях растений. Эти результаты не всегда однозначны, что в значительной мере связано с невозможностью вычленить действие отдельных факторов. Существенную роль могут играть и различия в способе расчетов содержания пигментов.

Суточная и сезонная динамика содержания пигментов пластид

Обитание растений в условиях ритмически меняющихся факторов среды (суточные, сезонные, годичные ритмы освещенности, температуры, влажности и др.) привело к соответствующему ритмическому ходу многих жизненных процессов.

В литературе неоднократно обсуждался вопрос о суточной динамике содержания пигментов пластид в листьях растений. В. Н. Любименко (1916) писал: «быть может, даже существуют суточные колебания уменьшения и увеличения количества пигментов», вызываемые резкими колебаниями освещения и температуры. Многие исследователи подтвердили наличие таких колебаний для самых различных растений в различных условиях местообитаний.

Е. Р. Гюббенет и Н. В. Бажанова (1955а, б) наблюдали непрерывное изменение содержания хлорофилла в листьях картофеля в течение суток с максимумом в дневные и минимумом в ранние утренние часы. Ф. Я. Бузовер (1959) обнаружила повышенное содержание хлорофилла в листьях картофеля в первую половину дня и вечером, что соответствовало утреннему и вечернему подъемам интенсивности фотосинтеза. Полуденная депрессия фотосинтеза в этих опытах сопровождалась понижением содержания зеленых пигментов.

В листьях бобовых и злаковых культур максимум содержания хлорофиллов и каротина наблюдали в утренние часы, днем их количество уменьшалось, но возрастало количество ксантофиллов (Журавлев, Панова, 1959). Связь накопления хлорофилла с освещенностью в течение суток отметила Т. В. Баврина (1959). В условиях Кольского полуострова при полярном дне в листьях картофеля, пшеницы, ячменя и черники наблюдали два подъема в содержании хлорофилла и каротиноидов — днем, в 12—15 ч и ночью, в 24—3 ч. С наступлением темных ночей второй максимум смещался на ранние утренние часы (Шахов и др., 1960).

В листьях фасоли изменение количества хлорофилла в течение суток также связано со световыми условиями — на свету оно растет, в темноте уменьшается (Wieckowsky, 1960, 1968). В листьях арахиса содержание хлорофилла быстро возрастало утром, достигало максимума к 10 ч, затем постепенно снижалось к полуночи (Yayaramireddy, Rao, 1965). Водные растения (рдест, кувшинка, рогоз) в часы максимальной полуденной освещенности накапливали максимальное количество хлорофиллов (Boldor, Atanasiu, 1970).

В суточном ходе содержания хлорофиллов в хвое ели отмечено два максимума с полуденной депрессией (Терешин, 1969). В листьях местной и интроду-

цированной на Кольский полуостров рябины максимальное содержание хлорофилла также обнаружено в предполуденные и вечерние часы (Закман, 1970).

Имеется, однако, ряд работ, в которых ставится под сомнение наличие суточных изменений зеленых пигментов. Например, Т. Н. Годнев и Э. Ф. Шабельская (1964б, 1966) в условиях выровненной температуры и естественной смены освещенности не обнаружили статистически достоверных колебаний содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях теневыносливых и светолюбивых растений в течение суток. Отсутствие изменений в содержании хлорофиллов отмечено для листьев чая (Адейшвили, 1965, 1966). Незначительные суточные колебания фотосинтетических пигментов у растений короткого и длинного дня отмечены в работе Е. Н. Комарецкой (1970). В листьях манжетки во время полярного дня содержание хлорофилла колебалось в небольших пределах и лишь в некоторых случаях слабо коррелировало с изменениями освещенности и температуры (Лукьянова, Марковская, 1975а).

Данные большинства исследователей подтверждают колебания содержания каротиноидов в течение суток. При детальном изучении суточной динамики количества каротиноидов в листьях яровых пшениц обнаружен максимум накопления в утренние, минимум — в вечерние часы; исключение составил виолаксантин, ход изменений содержания которого был противоположным (Паршина и др., 1969, 1972).

Изменения содержания отдельных каротиноидов, особенно ксантофиллов, участвующих в виолаксантиновом цикле, в течение суток происходят на фоне относительного постоянства их суммарного количества в листьях растений. Так, Н. И. Адейшвили (1965, 1966) показала, что в зависимости от освещения в листьях чая менялось только соотношение каротиноидов, суммарное же их содержание оставалось на одинаковом уровне круглосуточно. Прямая зависимость суточных изменений содержания и соотношения ксантофиллов лютеина и виолаксантина от интенсивности освещения в листьях лопуха выявлена в работе Д. И. Сапожникова с сотрудниками (1962). В полуденные часы при максимальной освещенности наблюдали самое высокое содержание лютеина и соответственно самое низкое — виолаксантина, в ночные часы соотношение было обратным. Изменение других желтых пигментов — каротина и неоксантина — в разные часы суток незначительно, не удалось заметить никакой зависимости их количества от интенсивности освещения. Аналогичные результаты получены для травянистых растений Заполярья (Закман, 1970).

Л. М. Лукьянова и Е. Ф. Марковская (1975а) подробно изучали изменения содержания ксантофиллов в листьях манжетки. Было показано, что наибольшее содержание зеаксантина соответствует максимальным освещенности и температуре в полдень, а в полночь его количество минимально. Обратную зависимость наблюдали в отношении виолаксантина — минимум днем и максимум ночью. Авторы сделали вывод о преобладающем влиянии света на изменение содержания ксантофиллов, так как при кратковременных колебаниях интенсивности света в течение дня (переменная облачность без резких колебаний температуры) регистрировались изменения количеств зеаксантина и виолаксантина. Наблюдавшиеся колебания происходили при относительном постоянстве суммарного содержания исследуемых пигментов, что подтверждает наличие их взаимопревращений.

Для того чтобы выяснить, являются ли наблюдаемые в течение суток изменения светоиндуцированными или имеют эндогенную природу, были поставлены специальные эксперименты с листьями различных растений (манжетки, гортензии, бадана). Оказалось, что при переносе растений в условия постоянной освещенности и температуры (как на длительный, так и на короткие сроки) содержание пигментов виолаксантинового цикла достигает определенного (в зависимости от интенсивности света) уровня и не изменяется в течение дня. В те же часы в естественных условиях происходят изменения содержания пигментов, коррелирующие с колебаниями внешних факторов. Авторы (Лукьянова, Марковская, 1976) сделали вывод об отсутствии эндогенного ритма в изменениях содержания ксантофиллов и о решающем влиянии на эти изменения светового фактора.

Очень обширным является список работ, посвященных сезонной динамике содержания пигментов в самых различных растениях. Гюббенет (1951) в своей монографии представила полную сводку посвященных этому вопросу работ и на основе собственных экспериментальных и литературных данных сделала вывод об усиленном накоплении хлорофилла в листьях в переходный к репродуктивной фазе развития период жизни растения. Подавляющее большинство исследователей подтверждают эту точку зрения, хотя, к сожалению, сравнение их результатов вызывает затруднение из-за большого разнообразия методов определения и способов расчета.

В листьях растений разных фотопериодических групп содержание пигментов возрастает по мере приближения к цветению независимо от длины дня (Чайлахян, Баврина, 1957; Баврина, 1965, 1966а,б; 1970а, б). В листьях озимых растений содержание пигментов изменяется не только в течение периода вегетации, но и при перезимовке. Содержание зеленых и желтых пигментов в листьях озимых пшениц за период зимовки снижается до $^1/_3$ от имевшегося осенью; при этом изменяются структурная целостность хлоропластов и другие показатели. Авторы (Денисова, Рыбакова, 1974) считают, что изменения в фотосинтетическом аппарате озимых в течение зимы определяются функциональным состоянием растений и уровнем их зимостойкости. Для озимой пшеницы получены иные результаты: доказана тенденция незначительного повышения уровня содержания пигментов в осенне-зимний период (Годнев и др., 1966).

В онтогенезе травянистых растений содержание всех пластидных пигментов максимально в фазе цветения и начинает снижаться после созревания плодов. Это обнаружено у овса (Витковская, Баранов, 1963), табака (Закарян, 1966), картофеля (Бажанова, 1959; Бузовер, 1959; Гончарик, Кручинина, 1966), кукурузы (Книга, 1967; Дорохов, Ленник, 1970), травянистых растений Казбекского высокогорного стационара (Хецуриани, 1970), тундровых трав (Tieszen, 1972; Dennis, Tieszen, 1972), различных кормовых культур (Журавлев и др., 1959), оранжерейных растений (Radunz, 1966; Moore, Lovell, 1970; Бажанова, Геворкян, 1971а).

У древесных растений накопление или убывание количества пигментов не всегда можно связать с фазами развития, особенно у растений, сохраняющих ассимилирующие органы в течение многих вегетационных сезонов.

Г. И. Маргайлик и Д. С. Трухановский (1968) исследовали 13 видов хвойных и 32 вида лиственных древесных растений в Белоруссии. Они показали, что самое высокое содержание пигментов в листьях соответствует фазе полного облиствения деревьев и достижения листьями нормальных размеров. Аналогичные данные получены грузинскими физиологами (Чрелашвили, Джапаридзе, 1960; Чрелашвили, 1965а, б, 1966; Чрелашвили, Гамкрелидзе, 1967; Кецховели, Джапаридзе, 1971). Они показали также, что у вечнозеленых растений накопление хлорофиллов продолжается не только в течение первого года жизни хвои и листьев, но и в последующий сезон вегетации (Кецховели, Кинкладзе, 1964).

В работах, проведенных в Карелии, показана значительная изменчивость содержания пигментов в хвое ели (в разных типах ельников, по органам и возрастному признаку, в связи с внешними условиями). Общее содержание пигментов в хвое ели снижается в осенне-зимний период, максимум накопления отмечен в весеннее время (Новицкая, 1967, 1971; Новицкая и др., 1965, 1969; Царегородцева, 1968, 1969, 1970, 1971; Царегородцева, Новицкая, 1970а, б; 1973а, б). А. М. Оллыкайнен (1966, 1967, 1968, 1969а, б, в, 1970; Оллыкайнен, Козубов, 1967) обнаружил у вечнозеленых хвойных максимум накопления пигментов в июле—августе, а в феврале—марте минимум — до $^1/_3$ от их количества в летний период.

Е. Ф. Марковская (1976, 1978) показала, что накопление хлорофиллов в двухлетней хвое сосны имеет два максимума — в июне и в конце июля, а в начале июля их содержание снижается; в этот же период увеличивается содержание каротиноидов. Автор связывает наблюдаемые изменения с перераспределением пластических веществ по органам дерева: в конце июня—начале июля идет энергичное накопление зеленых пигментов в хвое текущего года, в зеле-

ных тканях генеративных органов и в тканях стеблей при снижении уровня пигментов в хвое прошлого года.

Изменения содержания пигментов в хвое и листьях зимне- и вечнозеленых растений безусловно отличаются своеобразием. В процессе онтогенеза эти изменения чаще всего связываются с температурным режимом окружающей среды. Во многих работах приводится характерная кривая изменений содержания пигментов в листьях древесных растений: возрастание до момента полного развития листа или фазы цветения и затем более или менее резкое падение перед листопадом. Некоторые различия наблюдались в связи с метеоусловиями места произрастания. Так как принципиально новых выводов эти работы не содержат, приведем их лишь с указанием объекта исследования: различные виды хвойных (Правдин, Щербина, 1961; Щербина, 1962; Чубарян, Кеворкова, 1962; Тверкина, 1962, 1970; Приалгаускайте, 1962; Мамаев, 1965, 1969; Ширяева, 1966, 1967а, б, в; Тарабрин, 1968; Atanasiu, 1968; Годнев и др., 1969; Шкутко и др., 1969; Рихтер, 1969; Ходасевич, 1971; Ходасевич и др., 1973а, б; Мельникова, 1972; Говоров, Торговкина, 1975; Мезенцева и др., 1976), деревья и кустарники лесотундры (Бухарин, 1962; Закман, 1969; Лукьянова, 1974), плодовые деревья (Проценко, Полищук, 1948; Проценко, Богомаз, 1960; Проценко, Сиренко, 1964; Проценко, Лебедев, 1969; Полищук и др., 1965; Годнев, Судник, 1958; Климаченко и др., 1966; Сааков, 1966; Аэров, Лихолат, 1969а, б; Педаш, 1968; Медведева, 1970; Шишкану, 1970; Семенова, Шишкану, 1970; Kriedemann, Buttrose, 1971), древесные растения из семейства маслинных (Куликов, Иванцова, 1977), осенние листья листопадных деревьев (Goodwin, 1958), мужские и женские особи древесных двудомных растений (Сизов, Сивцев, 1970), травы и кустарники высокогорий Армении (Восканян, 1967), чубушник и спирея (Вакула, 1962б), чай (Адейшвили, 1964).

Результаты, полученные различными авторами, неодинаковы. В зависимости от целей работы частота сроков определений была различной, поэтому нет и совпадения колебаний в течение вегетации или года. Однако наличие весенне-летнего подъема накопления пигментов сомнения не вызывает, осенне-зимнее снижение количества хлорофиллов также отмечено большинством авторов и связывается как со снижением температуры, так и с изменением условий освещения.

ЛИТЕРАТУРА

Адейшвили Н. И. (1964). Сезонная динамика пигментов пластид в листьях чайного растения. Субтроп. культ., 2. — Адейшвили Н. И. (1965). Суточные изменения содержания пигментов пластид в листьях чайного растения. Субтроп. культ., 3. — Адейшвили Н. И. (1966). Изучение пигментов пластид в листьях чайного растения. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — Андреенко С. С., Титова З. В. (1957). Количественные изменения хлорофилла в листьях проростков кукурузы при разной температуре в зоне корней. ДАН СССР, 116, 1. — Аэров И. Л., Лихолат Д. А. (1969а). Изменения пигментной системы у разных по возрасту и расположению листьев яблони в течение вегетации. В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, Наукова думка. — Аэров И. Л., Лихолат Д. А. (1969б). Пигменты и оптические свойства осенних листьев древесных растений. В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, Наукова думка. — Баврина Т. В. (1959). Суточная динамика в содержании хлорофилла в листьях растений. Физиол. раст., 6, 2. — Баврина Т. В. (1965). Фотопериодизм и изменения пигментов в листьях растений. Автореф. канд. дис. М. — Баврина Т. В. (1966а). Влияние длительной темноты на пигментный аппарат нейтральных, длиннодневных и короткодневных видов. ДАН СССР, 167, 2. — Баврина Т. В. (1966б). Влияние длины дня на хлорофилл-белково-липоидный комплекс растений. Физиол. раст., 13, 4. — Баврина Т. В. (1970а). Влияние длины дня на фотохимическую активность хлоропластов листьев растений разных фотопериодических групп. ДАН СССР, 192, 2. — Баврина Т. В. (1970б). Изменение в содержании пластидных пигментов в связи с фотопериодизмом и онтогенезом растений. В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Бажанова Н. В. (1959). Динамика хлорофилла и интенсивность фотосинтеза в онтогенезе некоторых растений под влиянием различных внешних воздействий. В кн.: Проблемы фотосинтеза. М., Изд. АН СССР. — Бажанова Н. В., Геворкян А. Г. (1971а). Динамика содержания пигментов пластид у некоторых растений, выращенных в условиях гидропоники и почвы. Биол. ж. Армении, 24, 2. — Бажанова Н. В., Геворкян А. Г. (1971б). Влияние температурного фактора на световую и темновую реакции превращения ксантофиллов у высокогорных растений. Биол. ж. Армении, 24, 9. — Бузовер Ф. Я. (1959). Количество хлорофилла и интенсивность фотосинтеза у картофеля. В кн.: Проблемы фотосинтеза. М., Изд. АН СССР. — Бухарин П. Д. (1962).

К вопросу о содержании каротина у дикорастущих растений Мурманской области. В кн.: Вопр. ботан. и почвовед. в Мурм. обл., М.; Л., Изд. АН СССР. — Вакула В. С. (1962а). Отношение к свету декоративных и типичных форм древесных растений. Бот. ж., 47, 10. — Вакула В. С. (1962б). О корреляции между интенсивностью света и величиной соотношения хлорофиллов а/б древесных растений. ДАН БССР, 6, 9. — Вакула В. С. (1968). Влияние света на окраску листьев декоративных растений. Бюл. ГБС, 68. — Витковская В. В., Баранов А. А. (1963). Влияние возраста листьев и развития растений на прочность связи хлорофилла с липопротеидным комплексом. Бот. ж., 48, 4. — Восканян В. Е. (1967). Динамика содержания пластидных пигментов в листьях растений альпийского пояса горы Арагац. Пробл. бот., 9. Фрунзе, Илим. — Габр М. М. А. (1974). Действие некоторых физиологических факторов на реакции виолаксантинового цикла. Автореф. канд. дис. Л. — Гапоненко В. И. (1971). Обновление хлорофилла в фотосинтезирующем аппарате как физиологический процесс. В кн.: Проблемы биосинтеза хлорофилла. Минск, Наука и техника. — Гвардиян В. Н., Шабельская Э. Ф., Годнев Т. Н. (1973). Содержание и соотношение зеленых пигментов у растений различных видов при продолжительном полном затенении. Вестн. АН БССР, сер. биол., 1. — Геворкян А. Г. (1972). Взаимопревращения ксантофиллов в листьях высокогорных растений в зависимости от светового и температурного факторов. Автореф. канд. дис. Ереван. — Геворкян А. Г., Бажанова Н. В. (1971). Соотношение и превращение пластидных пигментов у высокогорных растений в зависимости от светового и температурного факторов. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растит. высокогорий, Л. — Баку, Изд. АН СССР, ВБО. — Говоров П. М., Торговкина Е. Е. (1975). Сезонная динамика активности окислительных ферментов и содержания пигментов пластид в хвое сосны в условиях Якутии. В кн.: Бот. материалы по Якутии. Якутск, Изд. СО АН СССР. — Годнев Т. Н. (1963). Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск, изд. АН БССР. — Годнев Т. Н. (1971). Влияние светового и температурного факторов на биосинтез хлорофилла в растении. В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. Л., Наука. — Годнев Т. Н., Арнаутова А. И., Ходасевич Э. В. (1966). Об устойчивости пигментной системы озимых растений к воздействию холода в осенне-зимний период. ДАН БССР, 10, 11. — Годнев Т. Н., Ротфарб Р. М. (1960). К вопросу о фотосинтезе и образовании хлорофилла при отрицательной температуре. ДАН СССР, 134, 4. — Годнев Т. Н., Судник Н. С. (1958). О накоплении хлорофилла а и б в листьях молодых сеянцев яблони. Физиол. раст., 5, 2. — Годнев Т. Н., Ходасевич Э. В. (1965). О роли температурной адаптации у вечнозеленых растений в биосинтезе пигментов при отрицательной температуре. В кн.: II биохим. конф. Прибалт. республ. и БССР, Рига, Минск. Изд. АН БССР. — Годнев Т. Н., Ходасевич Э. В., Арнаутова А. И. (1969). О характере изменений в содержании и соотношении пигментов у хвойных в естественных условиях в связи с температурой воздуха. Физиол. раст., 16, 1. — Годнев Т. Н., Шабельская Э. Ф. (1964а). О стимуляции накопления хлорофилла и каротиноидов при кратковременном охлаждении проростков ячменя. Физиол. раст., 11, 6. — Годнев Т. Н., Шабельская Э. Ф. (1964б). К вопросу о наличии суточных колебаний хлорофилла и каротиноидов в листьях некоторых растений. Физиол. раст., 11, 3. — Годнев Т. Н., Шабельская Э. Ф. (1966). Изучение суточных колебаний содержания пигментов у некоторых теневыносливых и светолюбивых растений. Вестн. АН БССР, сер. биол., 2. — Гончарик М. Н., Кручинина С. С. (1966). О содержании пигментов у картофеля в посадках разной густоты. В кн.: Исслед. по физиол. и биохим. растений. Минск, Наука и техника. — Гортикова Н. Н. (1939). Влияние температуры на накопление пигментов пластид на свету и в темноте. Уч. зап. Пед. инст. им. А. И. Герцена, 25. — Гортикова Н. Н. (1950). Активность ферментов и содержание пигментов пластид у растений Заполярья. Тр. БИН, сер. 4 (экспер. бот.), 7. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л., Изд. ЛГУ. — Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г. (1975). Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. Экология, 5. — Горышина Т. К., Митина М. Б. (1974). Фотосинтез дубравных растений как физиологическая основа их продуктивности. В кн.: Биол. продуктив. и ее факторы в лесостепной дубраве. Л., Изд. ЛГУ. — Гудвин Т. (1954). Сравнительная биохимия каротиноидов. М., ИЛ. — Гюббенет Е. Р. (1951). Растение и хлорофилл. М.; Л., Изд. АН СССР. — Гюббенет Е. Р., Бажанова Н. В. (1955а). Динамика накопления пигментов пластид в связи с урожаем. Изв. Естеств.-научн. инст. им. П. Ф. Лесгафта, 27. — Гюббенет Е. Р., Бажанова Н. В. (1955б). Суточная динамика в содержании хлорофилла в листьях картофеля. ДАН СССР, 105. 3. — Денисова Р. Р., Рыбакова М. И. (1974). О некоторых показателях состояния фотосинтетического аппарата озимых культур в связи с их зимостойкостью. Биол. науки, 2 (122). — Дорохов Б. Л., Ленник З. Н. (1970). Содержание хлорофилла и фотохимическая активность изолированных хлоропластов у кукурузы при перекрестном опылении. В кн.: Фотосинтетич. деят. растений и влияние на нее минеральн. питания. Кишинев, Изд. АН МССР. — Журавлев Е. М., Меженков И. В., Панова Г. А., Ивановский В. М., Кондрашкина Н. И. (1969). Содержание пигментов в кормовых культурах в зависимости от удобрения и фазы развития растений. Сб. тр. Пенз. с.-х. инст., 5. — Журавлев Е. М., Панова Г. А. (1959). Суточный ход накопления пигментов в листьях кормовых культур. Сб. тр. Пенз. с.-х. инст., 5. — Закарян Н. Е. (1966). Метаболизм хлорофилла в листьях табака в зависимости от их ярусного расположения. Биол. ж. Армении, 19, 12. — Закман Л. М. (1969). Сезонные изменения содержания пигментов пластид в листьях местных и интродуцированных растений за Полярным кругом. Бот. ж., 54, 8. — Закман Л. М. (1970). Суточные изменения содержания пигментов пластид в листьях местной и интродуцированной

рябины за Полярным кругом. Бот. ж., 55, 9. — Зелепухин В. Д. (1969). Изменение содержания хлорофилла в листьях при экстремальных условиях. Физиол. раст., 16, 3. — Зелепухин В. Д., Зелепухин И. Д. (1967). Содержание хлорофилла и водный режим листа. Физиол. раст., 14, 1. — Каримов Х. Х., Гиллер Ю. Е., Чернер Р. И., Вахидова Л. Р., Рахмонов А., Юханова Л. Н. (1974). О потенциальном фотосинтезе, содержании и состоянии пластидных пигментов у зимневегетирующих кормовых культур. Физиол. и биохим. культ. растений, 6, 2. — Каримов Х. Х., Чернер Р. И., Рахмонов А. (1974). Потенциальный фотосинтез и содержание пластидных пигментов у зимневегетирующих кормовых культур. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. наук, 3. — Кецховели Э. Н., Джапаридзе И. Г. (1971). Содержание пигментов в зеленых и красных листьях алычи дикой. Сообщ. АН ГССР, 62, 2. — Кецховели Э. Н., Кинкладзе Д. С. (1964). Динамика желтых фитохромов коры и древесины в течение года. Сообщ. АН ГССР, 36, 2. — Климаченко А. Ф., Воронова Н. В., Волохова Н. Ф. (1966). Причины различной зимостойкости интродуцированных в Западной Сибири древесных растений. В кн.: Физиол. механ. регуляц. приспособл. и устойч. у растений. Новосибирск, Наука. — Клочкова М. П. (1970). Исследование пигментов листьев периллы в зависимости от интенсивности и спектрального состава света. Сб. тр. АФИ ВАСХНИЛ, 21. — Книга М. Н. (1967). Динамика накопления пигментов в фотоактивных органах кукурузы. В кн.: Республ. научн. конф. молодых исслед. по физиол. и биохим. раст. Киев, Наукова думка. — Комарецкая Е. Н. (1970). Об изменении содержания фотосинтетических пигментов листьев в течение суток. В кн.: Фотосинтез и продуктив. с.-х. раст. Киев, Наукова думка. — Котелевец О. С. (1963). Изменение содержания хлорофиллов в листьях некоторых вечнозеленых растений в процессе их акклиматизации. Материалы XIX научн. сессии Черновицк. унив. Черновцы, Изд. МВ и ССО УССР. — Крюкова Е. В. (1971). Изменение содержания хлорофилла в листьях озимой пшеницы в зависимости от водного режима. В кн.: Водный режим культ. раст. Кишинев, Штиинца. — Куликов Г. В., Иванцова З. В. (1977). Динамика пигментов в листьях вечнозеленых и листопадных древесных растений в Крыму. Бот. ж., 62, 7. — Лукьянова Л. М. (1974). Изменение содержания пигментов пластид в онтогенезе хвойных растений Хибин. В кн.: Физиол. и биохим. зимост. древесн. растений. Уфа, Изд. Башкирск. фил. АН СССР. — Лукьянова Л. М. (1976а). Температурная зависимость реакций виолаксантинового цикла в хвое ели (*Picea obovata* Ledeb.) и пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) при разном освещении. Бот. ж., 61, 5. — Лукьянова Л. М. (1976б). Изменения содержания ксантофиллов в листьях растений Заполярья в зависимости от светового и температурного факторов. В кн.: Биологические проблемы Севера (тез. докл.). Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф. (1974). К вопросу об отношении растений Севера к условиям освещения. Научн. конф. биологов Карелии, посв. 250-летию АН СССР. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф. (1975а). О суточных изменениях содержания ксантофиллов в листьях манжетки в Заполярье. Физиол. раст., 22, 3. — Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф. (1975б). Отношение растений Заполярья к условиям освещения. В кн.: Естеств. среда и биол. ресурсы Крайнего Севера. Л., Изд. ВГО СССР. — Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф. (1976). К вопросу о суточных ритмах изменения содержания ксантофиллов в листьях растений лесной зоны предгорий Хибин. В кн.: Биофиз. и систем. исслед. в лесной биогеоценологии. Петрозаводск. Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Любименко В. Н. (1916). О превращении пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. АН СПб., сер. VIII, 33, 1. — Любименко В. Н. (1921). Исследование пигментов пластид. I. О связи хлорофилла с белками пластид. Дневн. I Всес. съезда русск. ботан. в Петрограде. — Любименко В. Н. (1926). О пигментах пластид в связи с хроматической адаптацией. Дневн. Всес. съезда ботан. в Москве. М., Изд. АН СССР. — Любименко В. Н. (1928). Итоги и перспективы 150-летнего изучения фотосинтеза. Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, 14, 1—2. — Любименко В. Н. (1935). Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л., Сельхозгиз. — Любименко В. Н., Бриллиант В. А. (1924). Окраска растений. Растительные пигменты. Л., Госиздат. — Любименко В. Н., Форш Т. Б. (1923). К вопросу о характеристике световых и теневых листьев. Изв. Научн. инст. им. Лесгафта, 6. — Мамаев С. А. (1965). Сезонная и возрастная динамика содержания хлорофилла а и б в хвое сосны. Тр. Инст. биол. УФ АН СССР, 43. — Мамаев С. А. (1969). Индивидуальная изменчивость содержания хлорофилла в хвое сосны обыкновенной. Тр. Инст. экологии растений и животных УФ АН СССР, 64. — Маргайлик Г. И., Трухановский Д. С. (1968). Динамика накопления хлорофилла листьями древесных растений в зависимости от фаз их развития. Изв. АН БССР, сер. биол., 5. — Марковская Е. Ф. (1976). Содержание каротиноидов в органах сосны в зависимости от сезона. В кн.: Биологические проблемы Севера (тез. докл.). Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Марковская Е. Ф. (1978). Каротиноиды разных органов *Pinus silvestris* L. (*Pinaceae*). Бот. ж., 63, 3. — Медведева Т. Н. (1970). Изменение компонентов пигментной системы листьев плодовых растений в течение вегетации. В кн.: Физиол. зимост. и засухоуст. плодовых и винограда. Кишинев, Изд. АН МССР. — Мезенцева В. Т., Дерюжкин Р. И., Скоробогатова Т. И., Прохорова П. И., Сагалаева А. П. (1976). Сезонная динамика хлорофилла в хвое отдельных видов и экотипов лиственницы. Лесной ж., 6. — Мельникова Л. М. (1972). Состояние пигментов и пластид у хвойных в связи с сезонным изменением окраски хвои. Автореф. канд. дис. Минск. — Нестерович М. Д., Маргайлик Г. И. (1962). Влияние интенсивности света на накопление хлорофилла в хвое сосны обыкновенной и величину древесного прироста. В кн.: Эксперим. бот. Минск, Изд. АН БССР. — Нестерович М. Д., Маргайлик Г. И. (1969). Влияние света на древесные растения. Минск,

Наука и техника. — Новикова А. А. (1974). Влияние различной продолжительности освещения на содержание хлорофилла в листьях сеянцев древесных пород. ДАН БССР, 18, 3. — Новицкая Ю. Е. (1967). Физиологические и биохимические процессы у ели в елово-лиственных насаждениях Севера. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Новицкая Ю. Е. (1971). Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л., Наука. — Новицкая Ю. Е., Вересова З. А., Манцырева Л. В. (1965). Динамика пигментов у ели в зависимости от состава елово-лиственных насаждений. Тр. II Уральск. совещ. по экол. и физиол. древесн. растений. Уфа, Изд. Башкирск. фил. АН СССР. — Новицкая Ю. Е., Манцырева Л. В., Трубино Г. И. (1969). Годичная динамика пигментов пластид у ели в елово-лиственных насаждениях Севера. В кн.: Устойч. раст. к низким положит. темп. и заморозкам и пути ее повышения. М., Наука. — Нюппиева К. А. (1971). Влияние заморозков на состояние пигментов в листьях различных по устойчивости видов картофеля. В кн.: Вопросы зимост. растений в Карелии. Учен. зап. ПГУ, 17, 6. — Нюппиева К. А. (1973). Изменение фотосинтетического аппарата у различных по устойчивости видов картофеля в результате действия заморозков. Автореф. канд. дис. Петрозаводск. — Нюппиева К. А., Осипова О. П. (1973). Кратковременное действие отрицательных температур на содержание и состояние пигментов в листьях различных по устойчивости видов картофеля. Физиол. раст., 20, 1. — Оллыкайнен А. М. (1966). Сезонная и возрастная динамика содержания пигментов пластид в хвое сосны. Учен. зап. Петрозавод. унив., сер. биол., 16, 1. — Оллыкайнен А. М. (1967). Динамика содержания пигментов в листьях древесных растений Карелии. В кн.: Материалы к конф. молодых спец. бот. садов СССР. М.; Донецк, изд. СБС СССР и ГБС АН СССР. — Оллыкайнен А. М. (1968). О пигментах пластид в хвое лиственниц. Бюл. ГБС, 69. — Оллыкайнен А. М. (1969а). О динамике пигментов пластид в листьях некоторых древесных растений в Карелии. Лесоведение, 2. — Оллыкайнен А. М. (1969б). О содержании каротиноидов в хвое сосны обыкновенной. Бюл. ГБС, 72. — Оллыкайнен А. М. (1969в). Динамика содержания пигментов в листьях некоторых древесных растений в Карелии. Бюл. ГБС, 74. — Оллыкайнен А. М. (1970). О пигментах пластид в хвое ели. Лесной ж., 2. — Оллыкайнен А. М., Козубов Г. М. (1967). Сезонная динамика пигментов пластид в хвое сосны в связи с сексуализацией побегов. В кн.: Вопросы сел. семеновод. и физиол. древесных пород Севера. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Паницкий В. В., Коровин А. И. (1969). Влияние весенних заморозков на содержание пигментов в листьях и конечный урожай растений. В кн.: Устойч. раст. к низким положит. темп. и заморозкам и пути ее повышения. М., Наука. — Паршина З. С., Беденко В. П., Кичигина С. Н., Макарова С. М. (1972). Суточная динамика каротиноидов в листьях растений пшеницы. Физиол. раст., 19, 4. — Паршина З. С., Назаренко С. Д., Беденко В. П. (1969). О содержании пигментов пластид в листьях пшениц в течение суток. Физиол. раст., 16, 3. — Педаш Ф. И. (1968). Некоторые данные о накоплении хлорофилла и изменении оптических свойств растений в связи с приспособлением к новым условиям существования. В кн.: Биол. науки в унив. и пед. инст. Украины за 50 лет, Харьков, Изд. МВ и ССО УССР. — Подинь В. С. (1971). Исследование температурной зависимости реакций виолаксантинового цикла. Автореф. канд. дис. Л. — Полищук Л. К., Богомаз Е. И., Диброва Л. С., Заблоцкая К. М., Лапчик В. Ф. (1965). О реактивности пигментной системы орехов. В кн.: Рост и устойч. раст. Киев, Наукова думка. — Полонский В. И., Лисовский Г. М. (1977). Состояние пигментного аппарата пшеницы при высоких интенсивностях ФАР в светокультуре. Физиол. раст., 24, 6. — Правдин Л. Ф., Щербина К. Г. (1961). Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения. В кн.: Вопр. лесовед. и лесовод. Красноярск, Изд. СО АН СССР. — Приалгаускайте Л. А. (1962). Динамика хлорофилла а и б и каротиноидов в хвое и плодах можжевельника обыкновенного. Тр. АН ЛитССР, сер. В, 3 (29). — Проценко Д. Ф., Богомаз Е. И. (1960). Характеристика пигментной системы коры у различных по морозостойкости плодовых культур. В кн.: Физиол. устойч. раст. М., Изд. АН СССР. — Проценко Д. Ф., Лебедев Т. С. (1969). Пигментная система в онтогенезе морозоустойчивых озимых пшениц. Вестн. Киев. унив., сер. биол., 11. — Проценко Д. Ф., Полищук Л. К. (1948). О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Киев, Наукова думка. — Проценко Д. Ф., Сиренко Л. А. (1964). Особенности пигментных систем и фотосинтеза у различных по морозостойкости плодовых культур. Тр. I Республ. научн. конф. физиол. и биохим. раст. Молдавии. Кишинев, Изд. АН МССР. — Рабинович Е. (1951, 1953, 1959). Фотосинтез. 1, 2, 3. М., ИЛ. — Расторгуева Л. И. (1964). Последействие пониженной температуры корневой среды на накопление зеленых и желтых пигментов в листьях некоторых растений. Физиол. раст., 11, 2. — Рихтер И. Э. (1969). Динамика содержания хлорофилла в хвое ели обыкновенной. В кн.: Лесовед. и лесное хоз. 1. Минск, Высшая школа. — Сааков В. С. (1966). Сезонная динамика и внутренняя взаимосвязь пигментов системы каротиноидов. ДАН СССР, 171, 1. — Сапожников Д. И. (1967). Химическое строение каротиноидов и их превращения в растительной клетке. Усп. совр. биол., 64, 2 (5). — Сапожников Д. И., Эйдельман З. М., Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. (1962). К вопросу об участии каротиноидов в процессе фотосинтеза. Тр. БИН, сер. 4 (экспер. бот.), 15. — Семенова Н. В., Шишкану Г. В. (1970). Содержание пигментов у груши в течение вегетации. В кн.: Фотосинтез и пигменты основ. с.-х. раст. Молдавии. Кишинев, Изд. АН МССР. — Сизов С. С., Сивцев М. В. (1970). Состояние пигментного комплекса в листьях мужских и женских особей двудомных растений. Укр. бот. ж., 27, 3. — Соломоновский Л. Я. (1969). Ответные защитные реакции при обратимых повреждениях холодом.

В кн.: Устойч. раст. к низким положит. темп. и заморозкам и пути ее повышения. М., Наука. — Соломоновский Л. Я. (1971). К вопросу о некоторых физиологических механизмах адаптации кукурузы к действию пониженных температур. Информ. бюл. Инст. физиол. и биохим. раст. Иркутск, Изд. СО АН СССР. — Станев В. (1972). Изменения фотосинтетического аппарата, обусловленные интенсивностью света, при котором выращиваются растения. Селскостоп. наука, 11, 3. — Тарабрин А. Д. (1968). Динамика содержания хлорофилла в хвое сосны и ели в течение года. Лесной ж., 2. — Тверкина Н. Д. (1962). Сезонные изменения пластидного аппарата и пигментного комплекса некоторых вечнозеленых растений. Докл. и сообщ. Ужгород. унив., сер. биол., 5. — Тверкина Н. Д. (1970). Накопление пластидных пигментов в почках в зимне-весенний период. Физиол. раст., 17, 4. — Терешин Ю. А. (1969). Возраст хвои и ее фотосинтетическая деятельность у древесных растений. Тез. Всес. совещ. по вопр. питания древесн. раст. и повыш. продуктивн. насажд. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Тимирязев К. А. (1871). Спектральный анализ хлорофилла. Собр. соч., 1. (1937). — Хецуриани Л. Д. (1970). К изучению пигментов некоторых растений Центрального Кавказа. В кн.: Сб. тр. молодых научн. работ. Инст. бот. АН ГССР. Тбилиси, Изд. АН ГССР. — Хлорофилл. (1974). Ред. А. А. Шлык. Минск, Наука и техника. — Ходасевич Э. В. (1971). Состояние фонда пигментов и пластид в онтогенезе листа хвойных. В кн.: Проблемы биосинтеза хлорофиллов. Минск, Изд. АН БССР. — Ходасевич Э. В., Мельникова Л. М., Арнаутова А. И., Годнев Т. Н. (1973а). Состояние пигмент-белкового комплекса у хвойных в связи с обратимой деградацией фонда хлорофиллов а и б. ДАН БССР, 17, 1. — Ходасевич Э. В., Мельникова Л. М., Арнаутова А. И., Годнев Т. Н. (1973б). Формирование и состояние фонда пигментов у хвойных, проявляющих феномен «сезонного обесцвечивания». Биохимия (межвед. сб.), 1. — Ходжаев А. С., Кариев А. К. (1971). Влияние интенсивности освещения на фотосинтетический аппарат хлопчатника. Узб. биол. ж., 2. — Царегородцева С. О. (1968). О состоянии хлорофилл-белково-липоидного комплекса ели в зимних условиях. Тез. Конфер. молодых биол. Карелии. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Царегородцева С. О. (1969). Хлорофилл-белково-липоидный комплекс хвои ели в зависимости от условий светового режима. Тез. Всес. совещ. по вопр. питания древесн. раст. и повыш. продуктивн. насажд. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Царегородцева С. О. (1970). Сезонные изменения состояния пигментной системы хвойных растений в условиях Карелии и их зависимость от некоторых внутренних и внешних факторов среды. Автореф. канд. дис. Петрозаводск. — Царегородцева С. О. (1971). О роли пигментов в приспособлении хвойных растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск, Изд. Карельск. фил. АН СССР. — Царегородцева С. С., Новицкая Ю. Е. (1970а). Сезонные изменения состояния хлорофилл-белкового комплекса ели в зависимости от условий минерального питания. Лесоведение, 4. — Царегородцева С. О., Новицкая Ю. Е. (1970б). Устойчивость хлорофилл-белкового комплекса ели в зимних условиях Севера. Биол. науки, 7. — Царегородцева С. О., Новицкая Ю. Е. (1973а). О состоянии пигментов в почках хвойных растений в зимне-весенний период. Физиол. раст., 20, 5. — Царегородцева С. О., Новицкая Ю. Е. (1973б). Влияние условий освещения на содержание и состояние пигментов в почках ели. Лесной ж., 4. — Чайлахян М. Х., Баврина Т. В. (1957). Влияние длины дня на содержание пигментов в листьях растений. Физиол. раст., 4, 4. — Чернышев В. Д. (1973). Состав и количество пигментов хвои подроста в различных фитоценотических условиях. В кн.: Физиол. и экол. древесн. раст. Приморья. Тр. Биол.-почв. инст. ДВНЦ АН СССР, нов. сер., 16 (119). — Чрелашвили М. Н. (1965а). Изменения хлорофилла а и б в процессе развития листьев. В кн.: Общ. закономер. роста и развития растений. Вильнюс, Минтис. — Чрелашвили М. Н. (1965б). Связь хлорофилла с липопротеидным комплексом в листьях вечнозеленых растений. В кн.: Физиол. древесн. раст., 1. Тбилиси, Изд. АН ГССР. — Чрелашвили М. Н. (1966). Изменение хлорофиллов а и б в онтогенезе листа. В кн.: Физиол. древесн. раст., 2. Тбилиси. Изд. АН ГССР. — Чрелашвили М. Н., Гамкрелидзе Л. М. (1967). Фотосинтез и стойкость хлорофилла у некоторых вечнозеленых растений в связи с зимним изменением окраски. Материалы I Закавказ. конф. по физиол. раст. Баку. — Чрелашвили М. Н., Джапаридзе Л. И. (1960). Изменения пластидного аппарата у вечнозеленых растений в зимний период. В кн.: Физиол. устойч. раст. М., Изд. АН СССР. — Чубарян Т. Г., Кеворкова Л. В. (1962). Сезонное изменение окраски хвои в роде *Pinus* и динамика ее пигментного состава. Изв. АН АрмССР, биол. науки, 15, 10. — Шахов А. А., Мишустина Н. Е., Шайдуров В. С. (1960). О суточной динамике пигментов у растений в Заполярье. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Ширяева Г. А. (1966). Динамика и биосинтез пигментов в хвое ели. В кн.: Материалы научн.-техн. конф. ЛЛТА, 2. Изд. МВ и ССО РСФСР и ЛЛТА. — Ширяева Г. А. (1967а). О влиянии почвенных и температурных условий на содержание и характер динамики пигментов в хвое сосны и ели. Сообщ. по анат. и физиол. древесн. раст. Л., Изд. МВ и ССО РСФСР и ЛЛТА. — Ширяева Г. А. (1967б). О взаимосвязи отдельных компонентов пигментной системы хвои. Сообщ. по анат. и физиол. древесн. раст. Л., Изд. МВ и ССО РСФСР и ЛЛТА. — Ширяева Г. А. (1967в). О динамике каротиноидов у сосен различных мест обитания. ДАН СССР. 172, 3. — Шишкану Г. В. (1970). Особенности фотосинтетического аппарата у плодовых растений в онтогенезе. В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Шкутко Н. В., Чекалинская И. И., Чаховский А. А. (1969). Сезонная динамика хлорофилла в хвое некоторых древесных пород. Вестн. АН БССР, сер. биол., 4. — Шлык А. А. (1965). Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, Наука и техника. — Шлык А. А. (1970). Метаболические превращения и состояние пигментного аппарата фотосинтеза. В кн.:

Метаболизм и строение фотосинт. аппарата. Минск, Наука и техника. — Шнюкова Е. И. (1968). Влияние интенсивности освещения на накопление пигментов и анатомическое строение листьев груши. Укр. бот. ж., 25, 5. — Шульгин И. А. (1967). Солнечная радиация и растение. Л., Гидрометеоиздат. — Шульгин И. А. (1973). Растение и солнце. Л., Гидрометеоиздат. — Шульгин И. А., Ходоренко Л. А. (1969). Формирование оптического аппарата зеленого листа в связи с энергетической адаптацией к солнечной радиации. Биол. науки, 5 (65). — Щербина К. Г. (1962). Опыт определения количества хлорофилла в хвое сосны обыкновенной. В кн.: Физиол. древесн. раст. М.; Л., Изд. АН СССР. — Atanasiu L. (1968). Quantity variation of chlorophyll in leaves of some *Coniferae* and autumn cereal plants during the winter. Rev. Roum. biol., ser. bot., 13, 1—2. — Berner E. (1949). Chlorophyll production by young coniferous plants on different light intensities. Univ. Bergen, Nat. Sci. ser., 6. — Boldor O., Atanasiu L. A. (1970). Variation of the chlorophyll quantity in higher plants during the day. Physiol. Plant. Rom., 23. — Chemistry and biochemistry of plant pigments. (1965). Ed. T. W. Goodwin. — Dennis J. G., Tieszen L. L. (1972). Seasonal course of dry matter and chlorophyll by species of Barrow, Alaska. In: Tundra Biome Symposium. — Goodwin T. W. (1958). Studies in carotenogenesis. The changes in carotenoid and chlorophyll pigments in the leaves of decidious trees during autumn necrosis. Biochem. J., 68. — Grahl H., Wild A. (1972). Die Variabilität der Grösse der Photosyntheseeinheit bei Licht- und Schattenpflanzen. Z. Pflanzenphysiol., 67, 5. — Guers J. (1974). Influence des conditions d'éclairement et de temperature sur la teneur en chlorophylles et l'activité photosynthetique des feuilles de cacayoer. Café, cacao, thé, 18, 3. — Kriedemann R. E., Buttrose M. S. (1971). Chlorophyll content and photosynthetic activity within woody shoots of *Vitis vinifera* (L.). Photosynthetica, 5, 1. — Laudi G. (1964). Ricerche comparate sulla morfologia e sulla fisiologia di *Larix* e di *Picea*. Peso fresco econtenuto in clorofilla di plantule coltivare a diverse intensita luminose. Giorn. Bot. Ital., 71, 1—2. — Laudi G., Fanelli L. (1964). Ricerche comparate sulla morfologia e sulla fisiologia di *Larix* e di *Picea*. Contenuto in clorofilla di semi e plantule durante la germinazioni in condizioni di oscurita. Giorn. Bot. Ital., 71, 1—2. — Monfort C. (1948). Sonnen- und Schattenpflanzen als biochemische und physiologische Reactiontypen. Natur und Volk, 78, 7/9. — Monfort C. (1950). Photochemische Wirkung des Hönenklimas auf die Chloroplasten photolabiler Pflanzen im Mittel und Hochgebirge. Z. Naturforsch., 56. — Moore K., Lovell P. (1970). Chlorophyll content and the pattern of yellowing in senescent leaves. Ann. Bot., 34, 138. — Perry T. O., Baldwin G. W. (1966). Winter breakdown of the photosynthetic apparatus of evergreen species. Forest Sci., 12, 3. — Radunz A. (1966). Chlorophyll- und Lipidgehalt der Blätter und Chloroplasten von *Antirrhinum majus* in Abhängigkeit von der Entwicklung. Z. Pflanzenphysiol., 54, 5. — The chlorophylls. (1966). Ed. by L. P. Vernon, G. Seely. London—N. Y. — Tieszen L. L. (1972). The seasonal course of aboveground production and chlorophyll distribution in a wet arctic tundra at Barrow, Alaska. Arct. Alp. Res., 4, 4. — Whittaker R. H., Garfine V. (1962). Leaf characteristics and chlorophyll in relation to exposure and production in *Rhododendron maximum*. Ecology, 43, 1. — Wieckowsky S. (1960). Daily changes in the concentrations of chlorophyll in growing leaves. Acta Soc. Bot. Polon., 29. — Wieckowsky S. (1968). Daily changes in the photosynthetic rate and chloroplast structure in growing bean leaf. Photosynthetica, 2, 3. — Wieckowsky S., Ficek S. (1970). On the chlorophyll metabolism of green seedlings in darkness. Bull. Acad. Pol. Sci., ser. biol., 18, 1. — Willstätter R., Stoll A. (1918). Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin. — Yayaramireddy A., Rao L. M. (1965). Diurnal variation in chlorophyll content of leaves of groundnut plants (*Arachis hypogea*). Cur. Sci., 34.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт,
Кировск.

Получено 16 I 1978.

SUMMARY

The first part of the review presents some data on the effect of the main environmental factors (light, temperature, humidity) upon the contents of the plastid pigments in the leaves of plants. The problems of diurnal and seasonal changes of the content of chlorophylls and carotenoids are discussed.

УДК 581.162.1 : 581.454 : 582.623

А. Е. Васильев, Р. Е. Крэнг, Е. А. Мирославов, Дж. С. Юн

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК МЕЛКИХ ЖИЛОК ЛИСТА *POPULUS TRICHOCARPA (SALICACEAE)*

A. E. VASSILYEV, R. E. CRANG, E. A. MIROSLAVOV, J. S. YOON.
CELLULAR ULTRASTRUCTURE OF MINOR VEINS IN *POPULUS TRICHOCARPA* (*SALICACEAE*) LEAVES

Мелкие жилки *Populus trichocarpa* обычно содержат как трахеальные, так и ситовидные элементы. Последние имеют типичное строение, но очень небольшой диаметр и образуют ситовидные трубки. Четкой границы между ксилемной и флоэмной частями пучков в мелких жилках провести нельзя. Клетки пучковой паренхимы различаются между собой только по типу пластид и степени вакуолизации. Клетки с лейкопластами, очевидно, являются клетками-спутниками. Для всех клеток пучковой паренхимы характерны высокоактивный хондриом, наличие двух форм эндоплазматического ретикулума, отсутствие оформленных запасных веществ и активный аппарат Гольджи. Передаточные клетки с протуберанцами оболочки отсутствуют. Клетки мезофилла связаны между собой и с клетками обкладки мелких жилок обычно одиночными плазмодесмами, между клетками пучковой паренхимы и между ними и клетками обкладки наблюдаются плазмодесменные поля. Связь паренхимных элементов с ситовидными осуществляется через сложные структуры, представляющие собой ситовидные отверстия со стороны проводящего элемента и группы плазмодесм со стороны паренхимного элемента. Численность плазмодесм сравнительно небольшая. Полученные данные обсуждаются в связи с возможными путями транспорта ассимилятов у *Populus trichocarpa* из мезофилла в проводящие ткани листа.

Мелкие жилки листа являются местами загрузки флоэмы проводящих тканей фотоассимилятами, образующимися в клетках мезофилла, и разгрузки ксилемы от воды и минеральных ионов, поступающих восходящим током через крупные жилки из стебля и корня (см. Geiger, 1975, 1976; Курсанов, 1976; Delrot, Bonnemain, 1979). В мелких жилках создается движущая сила для транспорта ассимилятов из листа; особую роль в этом играют паренхимные элементы жилок. Значение мелких жилок состоит и в том, что они предотвращают избыточное накопление ассимилятов в клетках мезофилла и тем самым оказывают регулирующее влияние на интенсивность фотосинтеза. В отличие от крупных жилок листа и проводящих тканей стебля, в которых в основном осуществляется дальний (продольноосевой) транспорт ассимилятов, в мелких жилках наблюдается иной тип транспорта — ближний (радиальный) транспорт, в процессе которого ассимиляты пересекают разные типы клеток. Прежде чем попасть в ситовидные элементы, ассимиляты в мелких жилках проходят через клетки паренхимы пучка, значение которых важно в связи с приписываемой им ролью насосов при загрузке ситовидных элементов.

Электронномикроскопические исследования мелких жилок листьев проведены у ряда видов двудольных и однодольных растений (Esau, 1967, 1972; Esau, Hoefert, 1971; Geiger, Cataldo, 1969; Geiger et al., 1971; Гамалей, 1974, 1979; Гамалей, Пахомова, 1981а, б; Evert, 1977; Evert et al., 1978; Васильев, 1978). Эти исследования показали, что в ультраструктуре отдельных типов клеток жилок у разных растений имеются как общие черты, так и существенные различия. Данные физиологических и биохимических исследований (Geiger, 1975, 1976; Giaquinta, 1976; Delrot, Bonnemain, 1979) также свидетельствуют о том, что путь транспорта ассимилятов из мезофилла в проводящие ткани, механизмы загрузки ими флоэмы могут быть различными. В связи с этим расширение объектов исследований представляется весьма целесообразным.

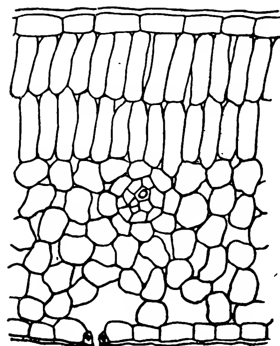


Рис. 1. Общий вид листа *Populus trichocarpa* на поперечном срезе (световой микроскоп).

В настоящей статье приводятся результаты электронномикроскопических наблюдений мелких жилок листьев тополя волосистоплодного, имеющего важное значение как перспективного продуцента древесины. В качестве объекта исследования тополь был взят также в связи с развертываемыми нами исследованиями изменений ультраструктуры его листьев и интенсивности фотосинтеза под влиянием атмосферного загрязнения среды сернистым газом, а также при старении.

Авторы приносят глубокую благодарность АН СССР и Агентству по охране окружающей среды США за организацию сотрудничества и поддержку в проведении работы. Мы благодарны также М. Ф. Даниловой и Ю. В. Гамалею за ценные советы при обсуждении работы и Л. Е. Муравник, О. В. Яковлевой и И. М. Кравкиной за изготовление ультратонких срезов.

Материал и методика

Исследовали недавно закончившие рост листья, получаемые от черенков, выращиваемых в теплице университета г. Боулинг Грин (США). Для электронномикроскопического исследования приготовляли высечки листьев диаметром 1 мм. Материал фиксировали на холоде 2% раствором глутаральдегида на фосфатном буфере Соренсена (pH 7.2) в течение 2.5 ч. После промывки в буфере в течение 30 мин проводили постфиксацию на холоде 1% раствором OsO_4, забуференным тем же буфером (3 ч). Дегидратацию осуществляли раствором ацетона возрастающей концентрации. Материал заливали в смолу Спурра низкой вязкости. Ультратонкие поперечные срезы листьев приготовляли в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград) на ультратомах Рейхерт и ЛКБ, монтировали на сетки с формваровой подложкой и контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Исследование проводили в БИНе с помощью электронного микроскопа JEM-7A при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для световой микроскопии листья фиксировали в растворе формалина, уксусной кислоты и спирта, срезы приготовляли бритвой от руки.

Результаты исследования

Листья *Populus trichocarpa* дорсовентральные. Палисадная ткань состоит из 2 рядов клеток, губчатая — из 5—6 (рис. 1). Мелкие жилки расположены на границе палисадной и губчатой тканей, их паренхимные обкладки не имеют продолжений в сторону верхней и нижней эпидермы, поэтому они очень тесно связаны с мезофиллом. На поперечном срезе мелкие жилки состоят из 1—3 трахеальных элементов со спиральным утолщением вторичной оболочки, 1—4 ситовидных элементов и пучковой паренхимы (рис. 2, *А* — см. вклейку). Пучок окружен паренхимной обкладкой из одного ряда клеток, отличающихся от клеток губчатого мезофилла лишь плотным (без межклетников) расположением. Клетки обкладки содержат центральную вакуоль, линзовидные хлоропласты располагаются в узком постенном слое цитоплазмы. Межклетники отсутствуют и в самих пучках. В окончаниях жилок преобладают паренхимные элементы, ситовидные трубки могут отсутствовать. В отличие от крупных жилок в мелких жилках клетки пучковой паренхимы обычно крупнее ситовидных элементов, четкое подразделение в них на флоэмную и ксилемную части пучка отсутствует, ситовидные и трахеальные элементы располагаются на противоположных полюсах пучка, отделены друг от друга паренхимными клетками или непосредственно контактируют друг с другом (рис. 2, *А*).

Проводящие элементы флоэмы мелких жилок представлены ситовидными трубками с простыми ситовидными пластинками на конечных стенках. Ситовидные отверстия пластинок выстланы каллозой. Членики ситовидных тру-

бок (ситовидные элементы) имеют типичное строение. Они лишены ядер и тонопласта и содержат (только у плазмалеммы) немного сферических со вздутыми кристами митохондрий, редкие (0—1 на срез) мелкие (1—2 мкм) эллипсоидальные или сферические лейкопласты, лишенные стромы и почти без тилакоидов, но с несколькими фибриллярными и кристаллическими белковыми включениями (рис. 3, *А* — см. вклейку), а также агранулярный эндоплазматический ретикулум специфического строения. Эндоплазматический ретикулум ситовидных элементов также приурочен к плазмалемме, часть его выстилает плазмалемму в виде одного несплошного слоя, а часть образует стопки из агранулярных цистерн, ориентированные параллельно плазмалемме или под некоторым углом к ней (рис. 2, *Б*). В полостях ситовидных элементов встречаются беспорядочно и рыхло распределенные сильно искривленные фибриллы Ф-белка. В более молодых элементах Ф-белок состоит из более широких трубочек (рис. 3, *А*). Клеточная оболочка у ситовидных элементов почти в 2 раза более толстая, чем у паренхимных клеток жилки.

Паренхимные клетки пучка по ультраструктуре различаются степенью вакуолизации и характером содержимого вакуолей, а также структурой пластидома. Одни клетки (обычно более крупные) довольно сильно вакуолизированы, содержат центральную вакуоль, но слой постенной цитоплазмы в них значительно шире, чем в клетках мезофилла и обкладки. Другие клетки практически лишены вакуолей. Между этими двумя крайними типами находятся переходные по степени вакуолизации формы клеток, содержащие несколько вакуолей различного размера. Содержимое вакуолей в большинстве клеток прозрачное, иногда в нем встречаются остатки мембран, миелиноподобные фигуры и пузырьки, свидетельствующие о протекании в вакуолях автолитических процессов. У некоторых вакуолей наблюдаются инвагинации тонопласта, с помощью которых часть цитоплазматического содержимого, вероятно, втягивается в вакуолярное содержимое и там подвергается гидролизу. Небольшая часть клеток пучковой паренхимы содержит окрашивающее вещество (очевидно, таннины); такие клетки фиксируются плохо.

Пластидом паренхимных клеток мелких жилок тополя может быть представлен хлоропластами или лейкопластами. Последние встречаются обычно в менее вакуолизированных клетках, которые, по-видимому, являются клетками-спутниками. Паренхимные клетки с хлоропластами (как и клетки-спутники) могут контактировать как с трахеальными, так и ситовидными элементами, ультраструктура их одинакова независимо от положения в пучке, поэтому целесообразно называть их собственно паренхимными клетками мелких жилок. Основное различие в ультраструктуре собственно паренхимных клеток и клеток-спутников касается пластид.

Лейкопласты клеток-спутников обычно мельче хлоропластов клеток собственно паренхимы. Чаще всего они имеют эллипсоидальную форму, содержат несколько пластоглобул и немногочисленные рибосомы; в плотной гомогенной строме их встречаются единичные тилакоиды и редкие пузырьки или трубочки (рис. 3, *А*, *Б*). Хлоропласты собственно паренхимных клеток жилок в отличие от хлоропластов мезофилла (рис. 5, *Б*) и обкладки не имеют линзовидной формы и в клетках без центральной вакуоли не встречаются у плазмалеммы. Размер их мельче (длина 2—4 мкм), тилакоидная система развита слабее. Тилакоиды узкие (как и в мезофилле); в гранах, где число их составляет 2—6, они часто располагаются уступами. Хлоропласты лишены крахмала и содержат плотную строму с редкими рибосомами, слабо развитый периферический ретикулум и небольшое число пластоглобул (рис. 4, *Б* — см. вклейку).

В остальном паренхимные клетки мелких жилок по ультраструктуре заметно не различаются. Их цитоплазма насыщена митохондриями обычно эллипсоидальной (0.3—0.5×0.8 мкм) или сферической формы (реже удлиненной), которые часто располагаются группами. По структуре митохондрии клеток жилок (рис. 4, *В*) весьма похожи на митохондрии клеток мезофилла (рис. 4, *А*). Они содержат многочисленные довольно длинные и узкие кристы. В полостях крист очень редко встречаются единичные темные гранулы. В митохондриальном матриксе можно видеть рибосомы и (очень редко) светлые зоны с фибриллами ДНК.

Эндоплазматический ретикулум умеренно развит. Он представлен узкими цистернами с параллельными мембранами, иногда полностью лишенными рибосом (агранулярными), иногда несущими на цитоплазматической поверхности небольшое число неравномерно распределенных полисом; редко рибосомы располагаются на мембранах густо и равномерно (рис. 4, *В*). Кроме узких цистерн, встречаются ретикулярные элементы неправильной и трубчатой формы, обычно лишенные рибосом. Число таких элементов меньше, чем число узких цистерн. Часть ретикулярных цистерн располагается параллельно оболочке пластид (как хлоропластов, так и лейкопластов, рис. 4, *Б*) и на небольшом расстоянии от нее, часть — параллельно тонопласту вакуолей и плазмалемме. Общая площадь таких мембранных контактов, однако, невелика.

Аппарат Гольджи в паренхимных клетках мелких жилок выглядит более активным, чем в клетках мезофилла и обкладки. Диктиосомы встречались довольно часто, располагались иногда группами и состояли из 5—6 цистерн, по периферии переходящих в витые трубочки, от которых отходили пузырьки диаметром 30—50 нм, возможно, первичные лизосомы, содержащие вещество такой же электронной плотности, как и гиалоплазма (рис. 5, *А* — см. вклейку).

На срезах некоторых клеток пучковой паренхимы встречаются единичные микротельца с гомогенным матриксом (рис. 3, *Б*). В отличие от микротелец — пероксисом мезофилла — мембранные контакты их с пластидами обнаружены не были. Гиалоплазма в большинстве паренхимных клеток мелких жилок плотная, как и в клетках мезофилла и обкладки, лишь в немногих клетках прозрачная. Рибосомы встречаются в умеренном количестве, плотность их расположения такая же, как и в клетках мезофилла; большинство их собрано в полисомы (рис. 3, *А*, *Б*). Флоэмный белок, отмеченный для клеток-спутников и флоэмной паренхимы мелких жилок табака (Esau, Gill, 1970), отсутствует. Клетки мелких жилок тополя практически лишены запасных веществ в виде оформленных включений — крахмальных зерен и липидных капель.

Ядро имеет такое же строение, как и в клетках мезофилла, но размер его несколько меньше. Основное количество хроматина распределено диффузно по нуклеоплазме (эухроматин), небольшая его часть собрана в редкие глыбки конденсированного хроматина, не приуроченные к ядерной оболочке. Ядерная оболочка имеет равномерную и небольшую ширину, наружная ее мембрана обычно несет редкие неравномерно распределенные полисомы.

Плазмалемма слегка волнистая, неплотно прилегает к клеточной оболочке (рис. 3, *А*, *Б*; 4, *В*). Иногда встречаются крупные ломасомы с субъединицами различного размера (рис. 3, *А*). Протуберанцы оболочки отсутствуют. Живые клетки листа всех типов связаны между собой плазмодесмами, число и распределение которых неодинаковы. Так, между клетками мезофилла, между ними и клетками обкладки и между клетками обкладки встречаются довольно редкие одиночные или собранные в небольшие (по 2—3) группы обычно неветвистые плазмодесмы, расположенные в неизмененных по сравнению с другими участках оболочки (рис. 5, *Г*). Паренхимные клетки пучка связаны между собой и с клетками обкладки так называемыми плазмодесменными полями (Гамалей, 1974), представляющими собой утолщенные участки оболочки, пересекаемые большим числом (2—15 на срезе) обычно неветвящихся плазмодесм (рис. 5, *Д*). Число и размер полей у тополя волосистоплодного по сравнению с другими исследованными растениями в общем небольшие. Цитоплазматические связи между ситовидными элементами и паренхимными клетками имеют двойственную природу: со стороны ситовидного элемента они представляют собой типичное ситовидное отверстие, выстланное каллозой и простирающееся до срединной пластинки, со стороны паренхимной клетки в это отверстие «вливаются» несколько типичных плазмодесм и вся структура имеет форму воронки, обращенной узкой частью в ситовидный элемент (рис. 5, *В*). Обычно такие структуры располагаются по нескольку вместе в утолщенной части оболочки. Такой тип связи характерен для комплекса ситовидный элемент—клетка-спутник мелких жилок и других исследованных растений. Десмотрубочки плазмодесм причленяются в цитоплазме смежных клеток к элементам эндоплазматического ретикулума, обычно располагающимся параллельно плазмалемме. Электронно-

плотное вещество в участках канала плазмодесм, прилегающих к цитоплазме, которое характерно для мелких жилок *Zea mays* (Evert et al., 1978), не обнаружено.

Обсуждение

Экспериментальные данные (Geiger, Cataldo, 1969; Geiger et al., 1971; Geiger, 1975, 1976) свидетельствуют о том, что загрузка флоэмы листа ассимилятами представляет собой активный транспорт, т. е. осуществляется против градиента концентрации. Этот процесс, приводящий к аккумуляции сахаров, требует затраты метаболической энергии. Центральная роль в нем, очевидно, принадлежит паренхимным клеткам мелких жилок, которые осуществляют сбор ассимилятов из мезофилла, их концентрирование и загрузку ими ситовидных трубок для дальнейшего их транспорта из листа на дальнее расстояние. Однако в настоящее время нет единой точки зрения о путях транспорта ассимилятов из мезофилла в проводящие ткани в деталях и о механизме загрузки их в ситовидные трубки.

Согласно одной точке зрения (Cataldo, 1974; Evert et al., 1978), все ассимиляты, образующиеся в мезофилле, переносятся в ситовидные элементы через плазмодесмы (по симпласту), не выходя из протопластов клеток. В пользу данной точки зрения могут свидетельствовать и морфологические данные, показывающие, что, например, у кукурузы апопластический путь ближнего транспорта ассимилятов блокируется наличием непроницаемой для них субериновой ламеллы в оболочке клеток обкладки (Evert et al., 1978). При этом увеличение концентрации сахаров по отношению к мезофиллу может быть результатом действия механизма активной аккумуляции, обусловленного наличием специфических плазмодесм в местах контакта клеток мезофилла с клетками жилок (Geiger et al., 1974) или наличием активного внутриклеточного транспортного компартимента (скорее всего эндоплазматического ретикулума), непрерывного на всем пути транспорта — от мезофилла до ситовидных трубок (Cataldo, 1974). Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что по крайней мере у некоторых растений плазмалемма клеток свободно проницаема для сахаров, а механизм активного транспорта локализован на тонопласте вакуолей. Вследствие этого ассимиляты накапливаются в вакуолярной системе, к которой принадлежит и эндоплазматический ретикулум.

Согласно второй точке зрения (Geiger, 1975, 1976; Giaquinta, 1976; Курсанов, 1976), ассимиляты перед тем как попасть в ситовидные элементы выходят из мезофилла или клеток обкладки в свободное пространство тканей (клеточные оболочки и часть межклетников) и затем поглощаются и аккумулируются паренхимными клетками мелких жилок в результате энергозависимого процесса. В пользу этой точки зрения свидетельствуют данные электронномикроскопической цитохимии (Bentwood, Cronshaw, 1978), показывающие высокую активность АТФазы на плазмалемме клеток мелких жилок. Данная гипотеза подразумевает неоднократное пересечение ассимилятами мембран. В поглощении ассимилятов из апопласта и последующей их концентрации основное значение часто придается комплексам ситовидный элемент—клетка-спутник, которые рассматриваются как структурные и функциональные единицы флоэмной ткани (Гамалей, 1978), поскольку концентрация сахаров в них оказывается в несколько раз выше, чем в мезофилле.

Принято считать (Гамалей, Пахомова, 1981а, б), что для мелких жилок большинства древесных двудольных (в том числе для представителей рода *Salix*, входящего в то же семейство, что и род *Populus*) характерны клетки-спутники с плазмодесменными полями, лейкопластами и сильноразвитым агранулярным эндоплазматическим ретикулумом (состоящим из трубок и мелких прозрачных вакуолей), тогда как для большинства травянистых двудольных характерны клетки-спутники с протуберанцами оболочки, хлоропластами и слабо развитым агранулярным ретикулумом.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что и второй род сем. *Salicaceae* — *Populus* — может быть отнесен к первой группе, но с определенными оговорками. Прежде всего у тополя волосистоплодного клетки-спутники ситовидных трубок в мелких жилках выражены неотчетливо (почти един-

ственный критерий их различения от остальных клеток — наличие лейкопластов). Другая особенность мелких жилок у данного вида — довольно слабое развитие агранулярного ретикулума. И, наконец, хотя плазмодесменные поля и встречаются в паренхимных клетках мелких жилок, занимаемая ими площадь, очевидно, невелика (едва ли равна половине площади оболочек этих клеток, как это наблюдается у ясеня и сирени).

Для листьев древесных двудольных предполагается преобладание симпластического пути транспорта ассимилятов из мезофилла в ситовидные элементы (Гамалей, Пахомова, 1981а, б). Полученные нами ультраструктурные данные в целом подтверждают это положение. Однако у тополя волосистоплодного аккумуляция ассимилятов, очевидно, происходит не только в клетках-спутниках, но и во всех паренхимных клетках мелких жилок. В пользу этого предположения говорят одинаковый характер плазмодесменных связей (наличие плазмодесменных полей) между этими клетками и между ними и ситовидными элементами и совершенно другой тип плазмодесменных связей (обычно одиночные плазмодесмы) между клетками мезофилла и клетками обкладки, а также в общем довольно редкая встречаемость здесь плазмодесм. Наличие в клетках-спутниках лейкопластов, а не хлоропластов, как в остальных клетках, может быть, непосредственно не связано с особой ролью этих клеток в загрузке ситовидных элементов, а обусловлено общим их происхождением с этими элементами, также содержащими лейкопласты. И данные цитохимии (Bentwood, Cronshaw, 1978) свидетельствуют о том, что у разных растений переносчики сахаров могут быть локализованы в различных клетках проводящих пучков (клетки-спутники и ситовидные элементы или клетки-спутники и флоэмная паренхима).

Апопластический путь ассимилятов у тополя волосистоплодного также, вероятно, имеет место, при этом после пересечения плазмалеммы паренхимных клеток мелких жилок они могут сразу попадать в полости цистерн ретикулума и затем движутся по ним до вакуолей. Перенос ассимилятов через плазмалемму в ретикулум и из него через тонопласт в вакуоли должен происходить по типу транспорта через контакты мембран, образующиеся в этих клетках между ретикулумом и плазмалеммой и между ним и тонопластом.

С чем связаны такое же сильное развитие крист в митохондриях и присутствие многочисленных рибосом в гиалоплазме у клеток мезофилла, какое обычно характерно для клеток-спутников мелких жилок у других растений, пока не ясно. У тополя в отличие от ясеня и сирени (Гамалей, Пахомова, 1981а) зоны ДНК в митохондриях клеток-спутников мелких жилок встречаются так же редко, как и в митохондриях клеток мезофилла.

У тополя в мелких жилках нет морфологически специализированных «контактных» паренхимных клеток, граничащих с трахеальными элементами, поэтому разгрузка трахеальных элементов может осуществляться любыми граничащими с ними паренхимными клетками (если допустить, что она происходит не только пассивно, под влиянием транспирации, но в ней участвуют и активные механизмы).

Следует отметить, что у тополя волосистоплодного, как и у большинства других исследованных растений, в клетках листьев не наблюдается картин непрерывности мембран различных органелл (пластид и эндоплазматического ретикулума) друг с другом и с плазмалеммой, поэтому обмен между различными компартиментами у него возможен только как трансмембранный транспорт. Не наблюдается и картин эндоцитозного поглощения веществ из апопласта.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1978). Исследование ультраструктуры мелких жилок листа и проводящих пучков нектарника цветка *Cucumis sativus* L. В кн.: Биохимические и биофизические механизмы транспорта веществ у растений и его регуляция. Горький, Изд. Горьковск. унив. — Гамалей Ю. В. (1974). Симпластические связи в мелких жилках *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе). Бот. ж., 59, 7. — Гамалей Ю. В. (1978). Новые данные о структуре флоэмы листа. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Рига, Зинатне. — Гамалей Ю. В. (1979). Структурные основы ионного транспорта в мелких жилках листа. В кн.: Ионный транспорт в растениях. Киев, Наукова думка. — Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. (1981а). Структура клеток-

спутников флоэмы листа. Результаты объемной реконструкции клеток по серийным срезам. Цитология, 23, 5. — Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. (1981б). Распределение плазмодесм и паренхимный транспорт ассимилятов в листе некоторых двудольных. Физиол. раст., 28, 5. — Курсанов А. Л. (1976). Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука. Bentwood B. J., Cronshaw J. (1978). Cytochemical localization of adenosine triphosphatase in the phloem of *Pisum sativum* and its relation to the function of transfer cells. Planta, 140, 2. — Cataldo D. A. (1974). Vein loading: the role of the symplast in intercellular transport of carbohydrate between the mesophyll and minor veins of tobacco leaves. Plant Physiol., 53, 6. — Delrot S., Bonnemain J.-L. (1979). Le transport latéral du carbone assimilé. Physiol. végét., 17, 2. — Esau K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. Proc. Amer. Phil. Soc., 111, 4. — Esau K. (1972). Cytology of sieve elements in minor veins of sugar beet leaves. New Phytol., 71, 2. — Esau K., Hoefert L. L. (1971). Composition and fine structure of minor veins in *Tetragonia* leaf. Protoplasma, 72, 2. — Esau K., Gill R. H. (1970). Observation on spiny vesicles and P-protein in *Nicotiana tabacum*. Protoplasma, 69, 3—4. — Evert R. F. (1977). Phloem structure and histochemistry. Ann. Rev. Plant Physiol., 28. — Evert R. F., Eschrich W., Heyser W. (1978). Leaf structure in relation to solute transport and phloem loading in *Zea mays* L. Planta, 138, 3. — Geiger D. R. (1975). Phloem loading. In: Transport in plants. I. Phloem transport. Encycl. Plant Physiol., 1. N. Y. — Geiger D. R. (1976). Phloem loading in source leaves. In: Transport and transfer processes in plants. N. Y. — Geiger D. R., Cataldo D. A. (1969). Leaf structure and translocation in sugar beet. Plant Physiol., 44, 1. — Geiger D. R., Malone J., Cataldo D. A. (1971). Structural evidence for a theory of vein loading of translocate. Amer. J. Bot., 58, 5. — Geiger D. R., Sovonick S. A., Shock T. L., Fellows R. J. (1974). Role of free space in translocation in sugar beet. Plant Physiol., 54, 6. — Giaquinta R. (1976). Evidence for phloem loading from the apoplast. Chemical modification of membrane sulphhydryl groups. Plant Physiol., 57, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Университет г. Боулинг Грин,
США.

Получено 18 XII 1980.

SUMMARY

Minor veins of poplar leaves usually contain both tracheary and sieve elements, the latter have typical structure but are small in diameter. There is no distinct boundary between xylem and phloem parts in minor veins. The parenchyma cells of veins differ from each other only by the degree of vacuolation and by the type of plastids, viz. leucoplasts or chloroplasts. Some cells are practically devoid of vacuoles while the others may contain one central vacuole or several smaller vacuoles. The cells with leucoplasts may be defined as companion cells. The thylakoid system of chloroplasts in vascular parenchyma is reduced in comparison with that in mesophyll. All the parenchyma cells of minor veins are characterized by the well developed chondriome, by the presence of both forms of the ER, by the active Golgi apparatus and by the lack of stored substances. There are no transfer cells with wall ingrowths. The mesophyll cells are generally connected with each other and with the sheath cells of minor veins by the single plasmodesmata; there are plasmodesmatal fields in the walls between vascular parenchyma cells and between those and sheath cells. Vascular parenchyma cells are connected with the sieve elements by the complex structures in the form of the sieve pores on the sieve element side and the group of plasmodesmata on the parenchymal cell side. The overall number of plasmodesmata in poplar leaf is relatively small. The data obtained are discussed in relation to photosynthate transport from the mesophyll into vascular tissues in poplar leaves.

УДК 581.9 : (23.03) (571.15)

Л. В. Марина

ОПЫТ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ВЫСОКОГОРНЫХ ФЛОР РЕЧНЫХ БАССЕЙНОВ ХРЕБТА КУРКУРЕ (ВОСТОЧНЫЙ АЛТАЙ)

L. V. MARINA. AN ATTEMPT OF COMPARATIVE ANALYSIS OF THE HIGH-ELEVATION FLORAS OF DIFFERENT RIVER DRAINAGES WITHIN THE KURKURE MOUNTAIN RANGE (EASTERN ALTAI)

На основании дифференцированного изучения высокогорной флоры хребта Куркуре по десяти речным бассейнам проведено сравнение флор между собой и с флорой всего хребта по видовому составу, по составу и соотношению десяти ведущих семейств, географических и высотно-зональных элементов. Выявлено, что структура флоры отдельного речного бассейна достаточно полно отражает структуру всей флоры хребта. Группировки флор речных бассейнов по сходству видового состава и по структуре позволили провести микрорайонирование высокогорной флоры хребта.

В ходе инвентаризации флоры Алтайского государственного заповедника автор совместно с А. В. Галаниным и Н. И. Золотухиным детально изучили флору хребта Куркуре. Ранее были опубликованы сведения о физико-географических условиях района, растительности и ее высотной поясности, аннотированный список сосудистых растений и результаты эколого-ценотического анализа флоры (Галанин, 1979; Галанин и др., 1979). В задачу настоящих исследований входило изучение иерархической структуры высокогорной флоры хребта в пределах субальпийского, альпийского и субнивального поясов (в обработку не включены данные по флоре горно-лесного пояса). Нам предстояло выяснить, на какой ступени иерархической территориальной дифференциации флоры хребта выявляются те или иные признаки таксономической, географической и высотно-зональной структур всего хребта. Такие данные до настоящего времени отсутствовали в литературе (Юрцев, 1975). С этой целью мы провели раздельную инвентаризацию флоры бассейнов десяти рек, берущих начало на водораздельном гребне хребта, а в их пределах изучили парциальные флоры основных типов урочищ и фаций. В статье излагаются результаты сравнительного анализа флоры всего хребта Куркуре и десяти более или менее крупных речных бассейнов в его пределах (притоков первого и второго порядков р. Чулышман).

Флору бассейна реки, в пределах которой имеется хотя бы один эндемичный вид, Р. В. Камелин (1973) предложил называть естественной флорой. Понятие «естественная флора» он применял к богатым и пестрым флорам достаточно крупных речных бассейнов гор Средней Азии. Мы сравнивали флоры горных водосборов значительно меньшей площади, не имеющие собственных эндемиков. Высокогорную флору хребта Куркуре можно с некоторым приближением рассматривать в качестве одной конкретной флоры — в данном случае флоры целостного горного ландшафта площадью 500 км^2 (Юрцев, 1974, 1975). При этом естественные флоры изученных нами речных бассейнов площадью от 11.4 до 46.8 км^2 (в среднем около 25 км^2) представляют крупные метамерные (многократно повторяющиеся в пределах определенной амплитуды варьирования) территориальные подразделения конкретной флоры. Поскольку в бассейне каждой достаточно крупной реки закономерно повторяются основные типы экотопов всего хребта с их парциальными флорами, можно ожидать, что струк-

тура естественных флор таких водосборов (от днища долины до водораздельного гребня хребта) в значительной степени соответствует структуре флоры в целом, несмотря на только частичную представленность в каждом бассейне всего видового разнообразия флоры. Проверка этой гипотезы входила в задачу нашего исследования. В связи с тем, что вопрос об объеме конкретных флор применительно к горным территориям является особенно дискуссионным (Юрцев, 1974), изучение структуры флоры горных речных бассейнов представляет методический интерес с точки зрения поиска элементарных флористических единиц, которые при максимальной целостности и минимальном объеме отражали бы основные свойства обширной горной территории и потому могли бы использоваться в качестве опорных при сравнительно-флористических исследованиях в горных условиях.

Флору десяти речных бассейнов изучали по одной методике — маршруты проходили однотипно, пересекали все формы рельефа, а на них — все типы местообитаний. Длина маршрутов в среднем составляла 2.3 км на 1 км^2 площади. Остальная территория хребта была пересечена произвольными маршрутами.

Флора высокогорной части хребта Куркуре насчитывает 432 вида и подвида высших сосудистых растений, а в десяти бассейнах рек, занимающих около половины площади, зарегистрирован 391 вид и подвид, что составляет 90.7%. В одном бассейне встречается от 212 до 274 видов (в среднем 248), что составляет от 49.1 до 63.6% (в среднем 57.4) видового состава всей флоры (табл. 1), т. е. выявляется лишь около $^3/_5$ видового богатства, поэтому обследование одного бассейна недостаточно для более или менее исчерпывающего представления о видовом составе флоры хребта.

ТАБЛИЦА 1

Соотношение видового богатства, площади речных бассейнов и степени изученности флор

Название речных бассейнов	Ступени богатства флор	Количество видов во флоре	Доля от всей флоры, %	Доля от объединения флор бассейнов, %	Площадь бассейнов рек, км^2	Длина маршрутов, км	Отношение длины маршрутов к площади бассейнов
КУ[1]	I	274	63.6	70.1	12.4	80	6.4
КЮ		273	63.3	69.8	38.4	46	1.2
КА	II	261	60.6	66.7	46.8	64	1.4
Л		257	59.6	65.7	16.3	74	4.5
БК	III	249	57.8	63.7	32.0	40	1.2
ТУ		248	57.5	63.4	11.4	53	4.6
МК		248	57.7	63.4	35.7	80	2.2
КАН	IV	228	52.9	58.3	14.5	58	4.0
КАТ		226	52.4	57.8	19.0	46	2.4
У	V	212	49.2	54.2	22.3	33	1.5
Среднее . . .		248	57.4	63.4	24.9	57	2.3

[1] Здесь и далее во всех таблицах и рисунках: КУ — Кулузун, КЮ — Кюнтюштуксу, КА — Каяк, Л — «Лунная», БК — Большая Куркуре, ТУ — Туракая, МК — Малая Куркуре, КАН — Кандык, КАТ — Катуярык, У — «Угрюмая». Ступени богатства флор: I — около 270 видов, II — около 260, III — около 250, IV — около 230, V — около 210.

Изученные флоры значительно различаются между собой по числу видов, однако прямая зависимость числа видов от площади речного бассейна или от суммарной длины маршрутов, а также от отношения длины маршрутов к площади не наблюдается (табл. 1). Если рассматривать бассейны рек по ступеням богатства флор (к одной ступени отнесены бассейны с примерно одинаковым числом видов), то мы обнаружим, что почти на каждой ступени есть флоры, различающиеся по площади примерно в 3 раза, или одинаковые по площади, но с разной длиной маршрутов. Относительную бедность флоры бассейна р. «Угрюмой» [1] можно объяснить более слабой обследованностью, так как марш-

[1] Названия рек Угрюмая и Лунная даны автором.

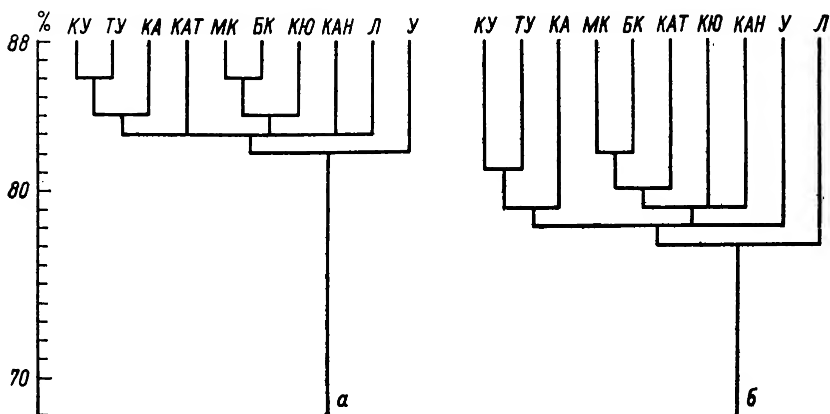


Рис. 1. Дендрограммы сходства естественных флор, построенные по коэффициенту Чекановского—Съёренсена (*а*) и Сокэла и Снита (*б*).

рутами не были охвачены все типы местообитаний в достаточной повторности. В остальных случаях различия в видовом богатстве отражают реальную ситуацию и обусловлены естественными причинами. Например, бедность флоры р. Кандык объясняется, с одной стороны, меньшим разнообразием типов местообитаний из-за более простого геоморфологического строения ее долины — прямой, без крупных притоков, со слабо развитой системой каров; с другой — незащищенностью ее от северо-западных ветров, что способствует выдуванию снега зимой и вследствие этого — слабому развитию субальпийских лугов, разнотравных ивняков и ерников. Напротив, долина р. Кулузун с более сложным геоморфологическим строением, закрытая от ветров, с хорошо развитыми субальпийскими лугами, разнотравными кустарниками, несмотря на сравнительно маленькую площадь, имеет наибольшее количество видов.

Для выяснения степени однородности флоры хребта было проведено сравнение видового состава флор десяти речных бассейнов при помощи мер сходства
Чекановского—Съёренсена

$$K_{\text{C-S}}(A,\ B) = \frac{2c}{2c + a + b}$$

и Сокэла и Снита

$$K_{\text{S-S}}(A,\ B) = \frac{c + d}{a + b + c + d}$$

ТАБЛИЦА 2

Матрица повидового сходства флор речных бассейнов, рассчитанная при помощи коэффициента Чекановского—Съёренсена (справа вверху) и число видов общих для каждой пары флор (слева внизу)

	Число видов во флоре	КУ	КЮ	КА	Л	БК	ТУ	МК	КАН	КАТ	У
Флора в целом	391	82.4	82.2	80.1	79.3	77.8	77.6	77.6	73.7	73.3	70.0
КУ	274	—	76.0	84.4	77.2	76.5	85.8	82.7	76.5	83.2	71.2
КЮ	273	208	—	80.9	76.6	80.4	76.4	84.1	83.4	76.1	82.1
КА	261	226	216	—	76.8	76.5	84.1	80.1	81.8	81.7	76.5
Л	257	205	203	199	—	82.6	77.2	80.8	75.0	81.1	73.3
БК	249	200	210	195	209	—	77.5	85.7	77.6	77.9	76.3
ТУ	248	224	199	214	195	193	—	79.8	78.6	81.8	73.5
МК	248	216	219	204	204	213	198	—	79.4	83.1	75.2
КАН	228	192	209	200	182	185	187	189	—	75.8	80.0
КАТ	226	208	190	199	196	185	194	197	172	—	75.8
У	212	173	199	181	172	176	169	173	176	166	—

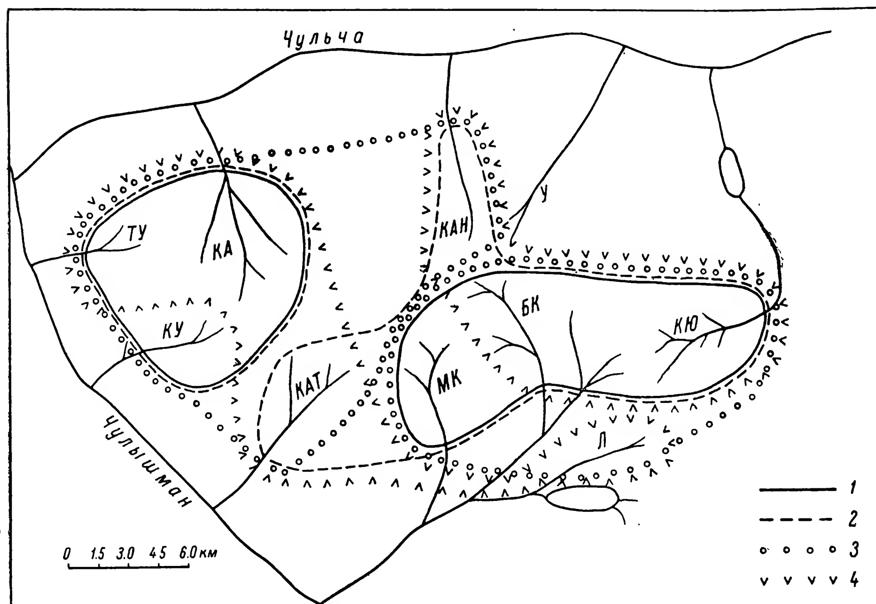


Рис. 2. Схема микрорайонирования высокогорной флоры хребта Куркуре на основании сходства естественных флор по различным коэффициентам и различным признакам.

1 — по коэффициенту Чекановского—Съёренсена, *2* — по коэффициенту Сокэла и Снита, *3* — по сходству географической структуры, *4* — по сходству высотно-зональной структуры.

(Семкин, 1973, 1979), которые показали высокий уровень сходства между ними. Значение коэффициента Чекановского—Съёренсена меняется от 70.0 до 85.8% (табл. 2), Сокэла и Снита — от 58 до 82%, при этом наименьшие значения наблюдаются при сравнении наиболее удаленных друг от друга бассейнов рек. В то же время построение дендрограмм показало, что бассейны рек по сходству их флор образуют группы, хотя при использовании разных коэффициентов и неодинаковые по составу (рис. 1, 2). Северо-западная группа постоянно включает флоры бассейнов рек Кулузун, Туракая, Каяк; юго-восточная — Малая Куркуре, Большая Куркуре, Кюнтюштуксу. Флора бассейна р. Катуярык в одних случаях является переходной, в других — включается в юго-восточную группу, сюда же в одних случаях попадает флора бассейна р. Кандык, в других она стоит обособленно. Ни в одну из этих двух групп не включаются флоры бассейнов рек «Угрюмой» и «Лунной». Общий высокий уровень сходства и неполное совпадение группировок при использовании разных коэффициентов говорят об однородности высокогорной флоры хребта.

Для выявления основных особенностей изученных нами флор была проанализирована флора всего хребта и отдельно каждого бассейна по составу и

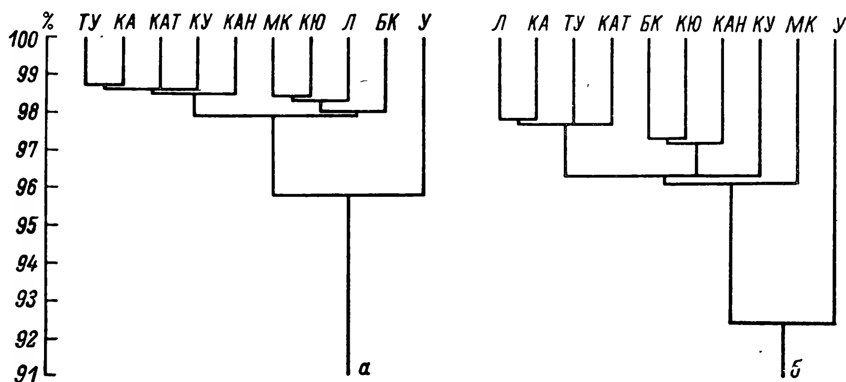


Рис. 3. Дендрограммы сходства естественных флор по соотношению географических (*а*) и высотно-зональных (*б*) элементов.

соотношению 10 ведущих семейств, географических и высотно-зональных элементов.

Для всех таксономических спектров характерно полное совпадение состава 10 ведущих семейств (табл. 3), на долю которых приходится от 57.0 до 60.9% видового богатства каждой флоры. Семейства *Asteraceae* и *Cyperaceae* занимают во всех флорах соответственно первое и второе места. Следующие четыре места занимают семейства *Poaceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae*, близкие между собой по числу видов, поэтому в разных флорах меняющиеся местами, но остающиеся всегда в пределах той же четверки (3—6). То же самое можно сказать и о следующей четверке семейств — *Scrophulariaceae*, *Salicaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*.

Сравнение флор отдельных бассейнов со всей флорой по соотношению 10 ведущих семейств при помощи меры сходства Съёренсена, модифицированной Б. И. Семкиным (1979) для весовых множеств и в случае сравнения процентных спектров, принимающей вид

$$K_0(A,\ B) = \sum_{i=1}^{n} \min\left\{m_A(x_i),\ m_B(x_i)\right\},$$

показало весьма высокое сходство: от 90.5 до 94.8% (табл. 4). Следовательно, по семейственному спектру каждая естественная флора может служить моделью флоры всего хребта.

Анализ по составу и соотношению географических элементов выявил еще более высокое сходство естественных флор между собой и со всей конкретной флорой (табл. 5). Состав географических элементов во всех флорах одинаковый, лишь в двух отсутствует малочисленная группа алтайских эндемиков. Место каждого элемента во всех флорах совпадает. Первое занимает азиатский элемент, второе — голарктический, третье — евразиатский, четвертое — азиатско-американский. Более того, если рассматривать отдельно самый крупный, азиатский элемент, то и в нем соблюдается та же последовательность расположения субэлементов: североазиатский, южносибирско-северомонгольский, южносибирско-северомонгольско-среднеазиатский, паназиатский, центральноазиатский, алтайские эндемики и субэндемики. При сравнении флор речных бассейнов с флорой всего хребта

ТАБЛИЦА 3

Сравнение флоры всего хребта и флор речных бассейнов по соотношению десяти ведущих семейств

Семейство	Флора в целом		КУ		КЮ		КА		Л		БК		ТУ		МК		КАН		КАТ		У	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Asteraceae	1	18.8	1	16.7	1	19.3	1	21.6	1	17.8	1	19.6	1	20.0	1	19.5	1	17.0	1	20.9	1	20.8
Cyperaceae	2	16.6	2	15.4	2	12.4	2	14.2	2	15.8	2	17.6	2	13.9	2	15.3	2	14.1	2	13.8	2	12.8
Poaceae	3	13.7	5—6	10.9	3	11.8	5	9.5	3	11.6	3	12.2	3	13.1	4	10.4	4	11.1	5	9.2	3	12.0
Rosaceae	4	10.7	5—6	10.9	6	9.3	6	8.1	5	9.6	5	9.5	6	7.6	3	11.8	6	8.2	3—4	11.5	6	8.8
Ranunculaceae	5	10.3	3—4	11.5	4	11.2	4	10.8	4	10.3	6	8.8	4	12.4	5	9.7	3	13.3	3—4	11.5	4—5	10.4
Caryophyllaceae	6	8.9	3—4	11.5	5	9.9	3	11.5	6	8.9	4	10.1	5	10.3	6	9.0	5	9.6	6	8.5	4—5	10.8
Scrophulariaceae	7	6.3	9	5.8	9	6.2	8—9	6.1	9—10	6.2	7	6.7	9	5.5	9	6.3	9	6.7	9	5.4	9—10	4.8
Salicaceae	8	5.5	7	7.1	7	7.5	7	6.7	7—8	6.8	8	6.1	7—8	6.2	8	6.9	7—8	7.4	7	7.7	7	8.0
Fabaceae	9	4.8	10	3.8	10	5.6	10	5.4	7—8	6.8	10	4.0	10	4.8	10	3.5	10	5.2	10	4.6	9—10	4.8
Apiaceae	10	4.4	8	6.4	8	6.8	8—9	6.1	9—10	6.2	9	5.4	7—8	6.2	7	7.6	7—8	7.4	8	6.9	8	7.2

Примечание: I — место семейства по числу видов, II — число видов в процентах от числа видов в 10 семействах.

с помощью той же меры сходства (Семкин, 1979) обнаруживается большая близость: от 90.5 до 98.4% (табл. 4). Следовательно, и о географической структуре конкретной флоры мы можем составить достаточно полное представление по флоре одного речного бассейна.

Сравнительный анализ по соотношению высотно-зональных элементов обнаруживает меньшее сходство флор различных бассейнов рек между собой и со всей флорой (табл. 6). Последовательность элементов во всей флоре следующая: на первом месте — монтанный, на втором — альпийский, на третьем — придаточный бореальный, на четвертом — арктоальпийский, на пятом — придаточный лесостепной. Порядок расположения элементов в естественных флорах в той или иной мере различен, за исключением придаточного лесостепного элемента, занимающего везде пятое место. Это связано с тем, что на высотно-зональной структуре флоры в наибольшей степени сказывается влияние местных климатических различий, связанных с экспозицией макросклонов хребта, что в свою очередь влияет на развитие тех или иных поясов, на связь их с нижележащими поясами. Но все же сходство флоры каждого речного бассейна со всей флорой по высотно-зональной структуре достаточно велико: от 80.3 до 96.2% (табл. 4) и позволяет нам считать флору отдельного бассейна моделью всей флоры хребта.

ТАБЛИЦА 4

Сходство флор речных бассейнов с флорой всего хребта по соотношению десяти ведущих семейств, географических и высотно-зональных элементов (%)

Названия речных бассейнов	Семейственный спектр	Географический элемент	Высотно-зональные элементы
КУ	92.3	96.7	96.2
КЮ	92.3	95.7	88.6
КА	90.5	96.2	92.3
Л	94.8	98.4	95.2
БК	94.8	95.9	90.0
ТУ	92.6	95.3	92.4
МК	93.4	97.3	93.6
КАН	90.5	94.0	87.9
КАТ	91.3	94.9	92.1
У	92.5	90.5	80.3

ТАБЛИЦА 5

Сравнение флоры хребта Куркуре и флор речных бассейнов по соотношению географических элементов (%)

Географический элемент	Флора в целом	КУ	КЮ	КА	Л	БК	ТУ	МК	КАН	КАТ	У
Голарктический	29.9	27.0	30.8	27.8	30.0	32.5	27.9	30.0	28.9	28.3	28.3
Евразиатский	19.7	19.7	15.4	18.3	18.7	15.7	17.0	17.0	15.4	16.4	11.8
Азиатско-американский	3.3	2.9	4.0	3.0	2.7	3.2	3.6	3.6	2.6	3.1	3.8
Азиатский	47.1	50.4	49.8	50.9	48.6	48.6	51.5	49.4	53.1	52.2	56.1
в том числе											
паназиатский	3.3	4.0	3.3	4.2	3.1	4.0	3.6	4.0	4.4	4.0	4.2
североазиатский	15.8	18.6	17.2	17.5	16.3	16.5	18.5	18.6	19.3	18.6	17.5
центральноазиатский	2.8	2.9	3.3	3.8	2.3	2.8	2.8	2.4	3.1	3.5	4.2
южносибирско-северо-монгольско-средне-азиатский	10.9	11.7	12.4	10.6	11.3	11.6	11.3	12.2	11.8	11.5	15.6
южносибирско-северо-монгольский	12.3	12.1	13.2	13.7	14.4	12.9	14.1	12.2	13.6	14.2	14.6
алтайские эндемики и субэндемики	2.0	1.1	0.4	1.1	1.2	0.8	1.2	—	0.9	0.4	—

На основе матриц сходства естественных флор по соотношению географических и высотно-зональных элементов мы построили дендрограммы, наглядно отражающие группировки изученных естественных флор по этим показателям (рис. 3).

По соотношению географических элементов достаточно четко выделяются две группы (кроме бассейна р. «Угрюмой»), которые почти совпадают с северо-западным и юго-восточным микрорайонами, выделенными по сходству флор на уровне видов. Для флор первой группы характерна повышенная доля ази-

атского географического элемента (50.4—53.1%) в основном за счет североазиатского субэлемента, во втором же районе азиатский элемент составляет 47.1—49.8%. Доля голарктического элемента в первом микрорайоне, напротив, снижена (27.0—28.8%) по сравнению со вторым (30.0—32.5%). Соотношение других элементов колеблется в перекрывающих друг друга пределах.

По соотношению высотно-зональных элементов естественные флоры объединяются также в две группы, но не вполне совпадающие с предыдущими (рис. 3, *б*). Кроме того, особняком стоят флоры бассейнов рек Кулузун, Малой Куркуре, «Угрюмой». Северо-западная группа характеризуется меньшим участием криофитной фракции (альпийский и арктоальпийский элементы вместе) — от 45.0 до 48.3%, в юго-восточной ее доля колеблется от 50.6 до 52.7%, что объясняется более мощным развитием альпийского пояса за счет разветвленной и многоступенчатой системы каров в долинах рек второй группы. В то же время в первой группе повышена роль монтанного элемента (23.4—25.6% против 20.5—22.7% во второй). Своеобразие флоры бассейна р. Кулузун заключается в повышенном числе придаточных видов, особенно лесостепных, что объясняется, как отмечалось ранее, более мощным развитием здесь субальпийского пояса и влиянием близко расположенного степного пояса. Для флоры бассейна р. Малой Куркуре характерно в целом наиболее широкое развитие лесного пояса, что выразилось в повышении доли придаточного бореального элемента. Интересен факт более высокого числа придаточных видов во флоре всего хребта, чем в отдельных естественных флорах (за исключением р. Кулузун). Объясняется это спорадичностью, непостоянством состава придаточных видов в разных бассейнах — в каждом из них много видов, заходящих из нижележащего пояса только в данном бассейне.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Общий высокий уровень сходства естественных флор речных бассейнов по большинству показателей свидетельствует о достаточно высокой целостности высокогорной флоры хребта Куркуре, о принадлежности их к одной конкретной флоре.

2. Наличие группировок даже при высоком уровне сходства естественных флор позволяет проводить флористическое микрорайонирование хребта.

3. Неполное сходство группировок флор по разным показателям также свидетельствует о достаточной целостности флоры хребта.

4. В высокогорных условиях при однородности литологического состава и геомор-

ТАБЛИЦА 6

Сравнение флоры хребта в целом и флор речных бассейнов по соотношению высотно-зональных элементов

Высотно-зональный элемент	Флора в целом		КУ		КЮ		КА		Л		БК		ТУ		МК		КАН		КАТ		У	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
Альпийский	2	22.5	2	24.1	1	28.6	1	27.8	1	25.6	1	27.7	1	27.0	1	25.5	1	29.0	1	27.9	1	35.8
Арктоальпийский	4	18.1	3	17.9	2	23.4	3—4	18.6	3—4	19.4	2	22.9	3	19.0	2	21.5	2	23.7	3	20.4	2	24.5
Монтанный	1	23.2	1	24.8	3	22.7	2	25.1	2	25.6	3	20.5	2	25.4	3	20.2	3	21.9	2	23.4	3	20.8
Придаточный бореальный	3	21.1	4	17.5	4	15.0	3—4	18.6	3—4	19.4	4	16.9	4	15.7	4	19.0	4	17.1	4	15.5	4	13.2
Придаточный лесостепной	5	15.1	5	15.7	5	10.3	5	9.9	5	12.0	5	12.0	5	12.9	5	13.8	5	8.3	5	12.8	5	5.7

Примечание: I — место элемента, II — процент от соответствующей флоры.

фологического строения хребта флора одного речного бассейна, включающего все пояса, при сравнительно-флористических исследованиях может служить моделью флоры всего хребта, так как ее структура достаточно полно отражает структуру последней; однако для выявления видового состава флоры хребта изучения флор единичных бассейнов недостаточно.

В заключение выражаю глубокую благодарность Б. А. Юрцеву за всестороннюю помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Галанин А. В. (1979). Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). Бот. ж., 64, 10. — Галанин А. В., Золотухин Н. И., Марина Л. В. (1979). Конспект флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай). Бот. ж., 64, 5. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Семкин Б. И. (1973). Дескриптивные множества и их приложения. В кн.: Исследование систем. I. Анализ сложных систем. Владивосток, ДВНЦ АН СССР. — Семкин Б. И. (1979). Эквивалентность мер близости и иерархическая классификация многомерных данных. В кн.: Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. — Юрцев Б. А. (1974). Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике». Бот. ж., 59, 9. — Юрцев Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1.

Алтайский государственный заповедник. Получено 18 XII 1980.

SUMMARY

The high-elevation floras (subalpine to higher subalpine) of 10 river drainages within the Kurkure Mountain Range (eastern Altai) have been studied and compared to one another and to the total flora by their sets of species and by sets and quantitative relations of 10 largest (richest in species) families as well as major geographic and altidudinal-zonal structures of the floras. It has been shown, that the above structures of the flora of a separate river drainage approximate those of the whole mountain range flora, despite the only partial (ca. 50 to 63 per cent) representation of the full species diversity in a single river drainage. The grouping of the river drainage floras by the above characteristics permits subdivision of the high-elevation territory of the mountain range concerned into micro-areas, despite the high level of similarity.

УДК 581.55 : 582.623.2(571.651)

Н. А. Секретарева

ОБЗОР СООБЩЕСТВ КУСТАРНИКОВЫХ ИВ НА ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

N. A. SEKRETAREVA. A REVIEW OF WILLOW SHRUB PHYTOCOENOSES IN THE EASTERN CHUKOTKA PENINSULA

Дан обзор гомогенных и мозаичных сообществ с господством кустарниковых ив в восточной части Чукотского п-ова, иллюстрированный сводными списками 14 геоботанических описаний. По флористическому составу кустарничково-травянистый ярус ивняков ближе всего к луговинным тундрам и тундровым луговинам. Первостепенная роль принадлежит гипоарктическим и арктоальпийским видам; преобладание первых согласуется с гипоарктическим ареалом сообществ и их эдификаторов — видов кустарников; высокая роль арктоальпийцев отчасти связана с широким распространением выходов известняков. Присутствие многих амфиберингийских и преимущественно американских видов, общих с Аляской, позволяет выделить берингийский вариант тундровых ивняков.

В нашей предыдущей статье (Секретарева, 1979) было охарактеризовано распространение сообществ кустарниковых ив на востоке Чукотского п-ова, отмечены основные тенденции их экологического распределения, изложены принципы классификации кустарниковых сообществ и приведена классификационная схема — отдельно для сомкнутых и мозаичных сообществ кустарниковых видов ив. Настоящая статья посвящена обзору этих сообществ и слагающих их групп растений, а также выявлению региональных особенностей ивняков восточной части Чукотского п-ова. Некоторое представление о видовом составе групп можно получить из табл. 1,[1] в которую выборочно в виде примера включены описания, характерные для данных формаций ивняков. Привести полностью сводные таблицы 94 геоботанических описаний гомогенных и мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами в статье не представляется возможным. Распределение видов по широтным географическим элементам в сообществах, описания которых сведены в табл. 1, показано в табл. 2. Напомним, что наши исследования проходили в районах с преобладанием выходов карбонатных пород, поэтому в сводных списках растений значительное место занимают кальцефильные виды.

Обзор классификационных подразделений ивняков

Гипоаркто-субальпийские ивняки включают в себя три крупные группы формаций: луговые, заболоченные и луговинно-тундровые ивняки (Секретарева, 1979). Более полный материал удалось собрать по луговинно-тундровым ивнякам (26 описаний); по заболоченным ивнякам имеется только 7 описаний. Диагностические признаки названных групп формаций были охарактеризованы в нашей предыдущей статье.

Луговые ивняки включают две формации: травяных и травяно-моховых ивняков.

[1] Для наглядности обзора сообществ с кустарниковыми ивами мы объединили растения травянистого, кустарничкового и кустарникового ярусов в эколого-географические группы; при этом учитывались зональное распространение каждого вида, отражающее его отношение к термическому режиму климата, а также приуроченность видов к различным экологически различающимся типам сообществ.

ТАБЛИЦА 1

Геоботаническая характеристика гомогенных кустарниковых сообществ ив (восток Чукотского п-ова)

Виды и группы видов	20, Гл	22, Гл	55, П	17, Гл	104, Г	114, Г	68, П	3, Л	31, Ч	62, П	51, П	44, П	101, Г	111, Г
Группа формаций	луговые ивняки							заболоченные ивняки			луговинно-тундровые ивняки			
формации	травяные			травяно-моховые				травяно-моховые		травяно-кустарничково-моховые	травяно-кустарничково-моховые			
№ описания, географическое местонахождение	20, Гл	22, Гл	55, П	17, Гл	104, Г	114, Г	68, П	3, Л	31, Ч	62, П	51, П	44, П	101, Г	111, Г
Кустарники	85	95	65	80	85	90	95	80	80	65	65	95	65	75
Кустарнички	—	—	+	+	+	—	5	2	5	15	60	75	75	60
Злаки	5	10	15	+	—	5	+	+	15	+	3	+	3	30
Осоковидные	—	—	—	—	+	+	—	3	35	50	5	—	2	+
Разнотравье	80	80	50	15	80	80	75	15	50	30	70	60	40	70
Мхи	5	10	10	95	85	85	90	80	90	95	25	60	75	70
Растения с широкой экологической амплитудой														
АБ: *Empetrum subholarcticum*	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	5	10
ГА: *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
V. uliginosum ssp. *microphyllum*	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	65	—
АЛ: *Pedicularis capitata*	—	+	—	1	+	—	+	+	2	—	+	+	+	+
Растения хорошо дренированных местообитаний														
ГА: *Myosotis asiatica*	—	+	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—
АЛ: *Trisetum spicatum*	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+
Luzula confusa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Senecio resedifolius	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	+	+	—	—
Растения кустарничково-травянистых группировок, лугов и луговин														
Б: *Equisetum sylvaticum*	—	—	—	—	25	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cardamine umbellata	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trientalis europaea	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
АБ: *Hierochloë odorata*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis purpurea	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	1	30
Allium schoenoprasum	—	—	20	—	—	+	—	—	—	—	5	—	—	+
Rubus arcticus	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	55
Pentaphylloides fruticosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Viola epipsiloides	2	2	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	+
Chamerion angustifolium	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pyrola minor	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Galium boreale	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
ГА: *Arctagrostis arundinacea*	5	10	5	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—
Festuca altaica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—
F. cryophila	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Carex podocarpa	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	2	+
Rumex acetosa ssp. *lapponicus*	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anemone richardsonii	5	10	—	1	5	5	10	1	—	—	—	2	—	3
Spiraea stevenii	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Epilobium hornemannii	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamaepericlymenum suecicum	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Виды и группы видов	Группа формаций													
	луговые ивняки							заболоченные ивняки			луговинно-тундровые ивняки			
	формации													
	травяные			травяно-моховые				травяно-моховые		травяно-кустарничково-моховые	травяно-кустарничково-моховые			
	№ описания, географическое местонахождение													
	20, Гл	22, Гл	55, П	17, Гл	104, Г	114, Г	68, П	3, Л	31, Ч	62, П	51, П	44, П	101, Г	111, Г
Primula egaliksensis	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Solidago compacta	15	15	+	—	10	—	—	—	—	—	+	10	3	+
А: *Aconitum delphinifolium* ssp. *paradoxum*	+	—	—	3	5	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Ranunculus turneri	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus arcticus×*R. stellatus*	+	5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Растения нивальных луговин и тундр														
ГА: *Anemone parviflora*	—	—	10	—	—	—	+	—	—	+	10	5	—	—
Draba juvenilis	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—
АЛ: *Salix polaris*	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
S. reticulata	—	—	—	+	—	—	5	2	5	15	60	35	—	—
S. chamissonis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	50
Ranunculus nivalis	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dryas integrifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Dodecatheon frigidum	—	—	—	3	+	—	5	—	—	—	+	20	3	—
Erigeron humilis	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Artemisia tilesii	—	—	10	—	—	+	+	2	—	—	—	+	—	+
А: *Parnassia kotzebuei*	—	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+	—	—	—
Растения тундровых луговин и луговинных тундр														
Б: *Carex lyngbyei*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
АБ: *Arctous erythrocarpa*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	—	—
ГА: *Equisetum arvense* ssp. *boreale*	+	—	—	+	—	40	30	—	—	2	45	—	5	+
Polygonum tripterocarpum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—
Saussurea angustifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
АЛ: *Luzula tundricola*	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
Polygonum viviparum	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
Thalictrum alpinum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	10	+	—	—
Parrya nudicaulis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Saxifraga nelsoniana	5	—	—	1	+	—	—	5	+	—	—	—	2	—
S. hieracifolia	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Artemisia arctica ssp. *ehrendorferi*	15	25	—	2	20	—	—	+	—	—	—	—	20	—
Hedysarum hedysaroides	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	3
А: *Cardamine digitata*	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+	—	—	—
Растения сырых эвтрофных тундр														
АБ: *Saxifraga hirculus*	—	—	—	—	—	—	—	—	7	+	—	—	—	—
ГА: *Carex scirpoidea*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—
Salix lanata ssp. *richardsonii*	—	—	—	50	—	—	95	30	80	50	65	95	—	15
S. pulchra	85	95		30	85	90	—	50	—	15	—	—	65	60
Rhodiola atropurpurea	—	—	—	—	+	15	—	—	—	—	—	—	—	2
АЛ: *Arctagrostis latifolia*	—	—	—	—	—	—	+	—	15	—	—	—	—	—
Poa artica	—	—	—	—	—	1	—	+	—	+	—	—	—	—
Gastrolychnis apetala ssp. *arctica*	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Виды и группы видов	Группа формаций													
	луговые ивняки							заболоченные ивняки			луговинно-тундровые ивняки			
	формации													
	травяные			травяно-моховые				травяно-моховые		травяно-кустарничково-моховые	травяно-кустарничково-моховые			
	№ описания, географическое местонахождение													
	20, Гл	22, Гл	55, П	17, Гл	104, Г	114, Г	68, П	3, Л	31, Ч	62, П	51, П	44, П	101, Г	111, Г
Pedicularis oederi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
P. sudetica ssp. *pacifica*	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Senecio frigidus	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
А: *Carex membranacea*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
Epilobium arcticum	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
Растения сырых торфянистых луговин														
АБ: *Rubus chamaemorus*	—	—	—	—	—	—	—	—	15	—	—	—	—	—
Nardosmia frigida	5	—	10	—	10	—	25	3	25	20	—	3	—	—
ГА: *Cardamine pratensis*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Polemonium acutiflorum	15	10	+	—	+	+	+	1	+	+	—	—	2	2
Valeriana capitata	10	10	—	2	5	5	+	2	1	5	—	20	2	2
АЛ: *Pedicularis langsdorffii*	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—
Растения тундровых болот														
АБ: *Eriophorum polystachyon*	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
ГА: *Rumex arcticus*	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
АЛ: *Carex stans*	—	—	—	—	—	—	—	3	35	50	—	—	—	—
Растения приморских лугов														
Б: *Montia lamprosperma*	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
А: *Dendranthema hultenii*	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—
Растения речных пойм														
ГА: *Salix alaxensis*	—	—	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Wilhelmsia physodes	3	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Chamerion latifolium	5	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
А: *Cardamine hyperborea*	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—

Примечание. Б — бореальные виды, АБ — аркто-бореальные, ГА — гипоарктические, АЛ — арктоальпийские, А — арктические. Здесь и в табл. 2 обозначения пунктов сбора материала: Гл — р. Гильмимливеем, П — р. Путукунейвеем, Г — р. Гетлянен, Ч — р. Чегитунь, Л — пос. Лаврентия.
Цифры — проективное покрытие в процентах, «+» — покрытие меньше 1%, «—» — вид отсутствует.

Формация травяных ивняков, объединяющая как кальцефитные, так и некальцефитные варианты, представлена главным образом среднекустарниковыми ивняками, приуроченными к низким и высоким поймам крупных рек. Формация травяно-моховых ивняков слагается преимущественно среднекустарниковыми (кальцефитными и некальцефитными) ивняками; из них лишь небольшая часть приурочена к поймам, чаще — высоким, где встречаются некальцефитные варианты ивняков. Внепойменные ивняки этой же формации занимают бровки высоких террас, пологие склоны самих террас, низкие части шлейфов пологих склонов сопок и межгорных котловин и много реже — нижние части крутых южных склонов защищенных от ветров котловин.

Луговые ивняки встречаются главным образом в наиболее благоприятных мезоклиматических условиях, в общем соответствующих условиям подзоны

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов сосудистых растений гомогенных кустарниковых сообществ ив по широтным географическим элементам (в числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — в процентах)

Широтный элемент	Группа формаций													
	луговые ивняки						заболоченные ивняки			луговинно-тундровые ивняки				
	формации													
	травяные			травяно-моховые						травяно-кустарничково-моховые				
	№ описания, географическое местонахождение													
	20, Гл	22, Гл	55, П	17, Гл	104, Г	114, Г	68, П	3, Л	31, Ч	62, П	51, П	44, П	101, Г	111, Г
Бореальные	—	1/6	—	—	1/6	3/16	—	—	—	—	—	—	—	—
Аркто-бореальные	2/13	1/6	2/10	3/17	2/11	4/20	1/6	2/10	4/23	2/12	1/4	3/17	3/16	7/28
Гипоарктические	9/56	10/62	9/45	7/39	9/50	6/33	8/50	8/40	3/18	7/44	9/39	8/42	10/53	10/40
Итого некриофитная фракция	11/69	12/74	11/55	10/56	12/67	13/69	9/56	10/50	7/41	9/56	10/43	11/59	13/69	17/68
Арктоальпийские	2/13	2/13	7/35	6/33	5/27	4/20	5/31	9/45	9/53	7/44	9/39	6/35	5/26	5/20
Арктические	3/18	2/13	2/10	2/11	1/6	2/11	2/13	1/5	1/6	—	4/18	1/6	1/5	3/12
Итого криофитная фракция	5/31	4/26	9/45	8/44	6/33	6/31	7/44	10/50	10/59	7/44	13/57	7/41	6/31	8/32
Всего видов	16	16	20	18	18	19	16	20	17	16	23	17	19	25

южных гипоарктических тундр. В долине рек Гильмимливеем и отчасти Гетлянен их формированию способствует близость горячих ключей.

В луговых ивняках наибольшую роль в кустарничково-травянистом ярусе играют мезофильные луговые растения; из них наиболее часто встречаются и нередко доминируют гипоарктические виды — *Anemone richardsonii*, *Solidago compacta*, *Arctagrostis arundinacea*, *Festuca altaica*.[2] Достаточно хорошо представлены аркто-бореальные и бореальные виды, особенно в теплых долинах рек Гильмимливеем и Гетлянен. Здесь встречаются *Galium boreale*, *Rubus arcticus*, *Viola epipsiloides*, *Allium schoenoprasum*, *Trientalis europaea* и в долине р. Гетлянен *Equisetum sylvaticum*, который нередко образует на террасах сплошные покровы. Из арктических (берингийских) видов чаще всего доминирует *Aconitum delphinifolium* ssp. *paradoxum*. В травяном покрове луговых ивняков хорошо представлены также мезофильные растения умеренно-увлажненных тундровых луговин; из них чаще других господствуют *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Artemisia arctica* ssp. *ehrendorferi*, *Saxifraga nelsoniana*. Гемихионофильные растения представлены такими арктоальпийскими видами, как *Dodecatheon frigidum*, *Artemisia tilesii*, *Oxyria digyna*, и гипоарктическим кальцефильным видом *Anemone parviflora*. Собственно нивальные (хионофильные) виды играют скромную роль в составе ивняков склонов (наиболее часто из них встречается *Parnassia kotzebuei*). Возможно, это вызвано тем, что кустарниковые ивы, нуждающиеся в хорошем снеговом укрытии, не выдерживают слишком длительного залеживания снега. Значительное место в луговых ивняках занимают также гигромезофильные растения, среди которых особенно обычны и массовы *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata* и *Nardosmia frigida*. В луговых ивняках довольно часто можно встретить также гемиэвритопный вид *Pedicularis capitata* и криоксеромезофильный *Myosotis asiatica*. Для пойменных вариантов ивняков характерно постоянное присутствие гипоарктических пойменных видов *Chamerion latifolium* и *Wilhelmsia physodes*.

Моховой покров пойменных луговых ивняков чаще всего разрежен. В низких поймах, периодически заливаемых водой, мхи часто вовсе отсутствуют или же попадаются отдельными куртинками у оснований стволиков кустарника. Значительно лучше моховой покров выражен в высокой пойме, однако и здесь он зачастую подавляется повышенным обилием травянистых растений. В моховом покрове пойменных ивняков, как кальцефитных, так и некальцефитных, обычно доминируют *Drepanocladus uncinatus*, *Bryum* sp. sp., *Brachythecium* sp. sp. Для некальцефитных пойменных сообществ наиболее характерны *Rhacomitrium canescens* и *Polytrichum fragile*, предпочитающие кислые субстраты. Из кальцефильных видов в пойменных ивняках можно встретить *Philonotis tomentella* и *Cyrtomnium hymenophyllum*. На сырых участках поймы часто встречаются *Aulacomnium palustre* и *Calliergon giganteum*.

Несколько лучше моховой покров представлен в травяно-моховых луговых ивняках, которые занимают преимущественно пологие склоны террас, низкие части шлейфов и т. д. Здесь чаще всего доминируют *Drepanocladus uncinatus* и виды родов *Bryum* и *Brachythecium*. В долине р. Гильмимливеем были отмечены также *Climacium dendroides*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Афонина, Макарова, 1980). Здесь же встречены редкие и ранее не известные на Чукотском п-ове *Buxbaumia aphylla*, *Mnium blyttii*, *Rhizomnium magnifolium*.

Заболоченные ивняки объединяют формации травяно-моховых и травяно-кустарничково-моховых ивняков. Нам удалось изучить лишь кальцефитные заболоченные ивняки, наиболее широко распространенные в районе наших исследований.

Заболоченные ивняки представлены почти исключительно низкокустарниковыми вариантами, так как заболачивание, по-видимому, способствует более интенсивному полеганию стволиков ив. Среднекустарниковые ивняки встречаются лишь в более благоприятных микроклиматических условиях. Заболоченные ивняки, как правило, занимают участки с затрудненным дрена-

---

[2] Латинские названия видов приводятся по «Арктической флоре СССР» и списку сосудистых растений Чукотской тундры (Юрцев и др., 1979).

жем — днища ложбин стока, понижения на склонах надпойменных террас и в межгорных котловинах.

Травостой заболоченных ивняков существенно отличается от травостоя луговых прежде всего повышением роли арктоальпийских видов при пониженном участии аркто-бореальных и гипоарктических, отсутствием бореальных видов. Кроме того, значительная часть травянистых компонентов заболоченных ивняков — мезогигрофиты и гигрофиты. Из группы мезофильных растений умеренно-увлажненных тундровых луговин нередко доминирует *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, реже отмечаются *Saxifraga nelsoniana* и *S. hieracifolia*, *Polygonum viviparum*. Значительно чаще в заболоченных ивняках встречаются растения сырых эвтрофных тундр — *Arctagrostis latifolia*, *Lagotis minor*, *Senecio frigidus*, *S. kjellmanii*, *Saxifraga hirculus* — и сырых торфянистых луговин — *Nardosmia frigida*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata*, *Pedicularis langsdorffii*. Однако основными доминантами выступают растения тундровых болот — *Carex stans* и *Eriophorum polystachyon*; как примесь нередок и *Rumex arcticus*. В травяно-кустарничково-моховых заболоченных ивняках в кустарничковом ярусе доминирует *Salix reticulata*, реже *S. polaris*, *Dryas integrifolia*.

В сплошном моховом покрове заболоченных ивняков повсеместно доминирует (с покрытием около 100%) эвтрофный гигрофильный вид *Thomenthypnum nitens*; реже в сложении мохового покрова принимают участие виды родов *Bryum* и *Dicranum*; на умеренно кислых почвах к ним присоединяются *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. На более кислых и бедных почвах доминирование переходит к сфагновым мхам.

Луговинно-тундровые ивняки в районе исследований включают единственную формацию травяно-кустарничково-моховых ивняков, широко распространенную здесь и приуроченную к оптимальным гидротермическим условиям; все относящиеся сюда сообщества — среднекустарниковые. Луговинно-тундровые ивняки встречаются одинаково часто как в поймах рек, так и вне пойм и представлены кальцефитными и некальцефитными вариантами. В долинах рек они чаще всего занимают высокие поймы. Внепойменные ивняки могут быть встречены на многих элементах рельефа, но обычно занимают средние части пологих шлейфов склонов и нижние части крутых, чаще южных склонов межгорных котловин.

Для луговинно-тундровых ивняков характерно значительное обилие кустарничков. Из них наиболее часто доминируют аркто-альпийские виды — *Salix reticulata*, *S. chamissonis*, *Dryas integrifolia* и аркто-бореальный вид *Arctous erythrocarpa*. В долине р. Гетлянен нередко встречаются и доминируют *Empetrum subholarcticum* и *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, а также и бореальная раса голубики *V. uliginosum* ssp. *uliginosum*.

В травяном покрове луговинно-тундровых ивняков, как и в луговых, хорошо представлены мезофильные луговые главным образом гипоарктические и аркто-бореальные растения: *Calamagrostis purpurea*, *Allium schoenoprasum*, *Rubus arcticus*, *Galium boreale*, *Anemone richardsonii*, *Arctagrostis arundinacea*, *Carex podocarpa*, *Solidago compacta* и др. Из гемихионофильных растений наиболее обычны *Dodecatheon frigidum*, *Artemisia tilesii* и на богатых известью субстратах — *Anemone parviflora*. Значительную роль играют (нередко являются доминантами) растения умеренно-увлажненных тундровых луговин — *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, *Artemisia arctica* ssp. *ehrendorferi*, *Saxifraga nelsoniana*; постоянно присутствуют *Thalictrum alpinum* и *Saussurea angustifolia*. Несколько реже, чем в луговых ивняках, встречаются гигромезофильные растения (*Valeriana capitata*, *Polemonium acutiflorum*), однако они по-прежнему входят в число доминантов. Постоянно присутствуют арктоальпийские виды *Pedicularis capitata* (гемиэвритопный вид) и *Senecio resedifolius* (криоксеромезофит).

Моховой покров почти повсеместно развит довольно хорошо. Основу его в ивняках, приуроченных к нижним частям склонов и террасам речных долин, образуют *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus*, *D. intermedius*, виды родов *Bryum* и *Brachythecium*; вместе с ними встречаются также *Climacium dendroides* и *Campylium stellatum*. В кальцефитных вариантах ивняков к выше-

названным видам присоединяются *Cyrtomnium hymenophyllum*, *Orthothecium chryseum*, *Tortella fragilis*, несколько реже — *Bryobrettonia pellucidia*. Здесь же отмечаются *Distichium capillaceum* и *D. flexicaule*, не являющиеся строгими кальцефитами. На высоких поймах встречаются те же виды мхов, что и в луговых пойменных ивняках.

Обзор классификационных подразделений мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами

В районе наших исследований выявлены следующие основные варианты мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами, разделяемые нами на уровне групп формаций: луго-ивняки, болото-ивняки и тундро-ивняки (Секретарева, 1979).

Луго-ивняки включают в себя формации травяных и травяно-моховых луго-ивняков. Обе формации представлены низкокустарниковыми некальцефитными пойменными луго-ивняками, которые приурочены к низким поймам речек и ручьев. Описания данных сообществ сделаны в долине р. Гильмимливеем (подзона северных гипоарктических тундр) в окружении термоминеральных источников с их специфическими условиями.

В травяном ярусе луго-ивняков на прогалинах между кустами ив значительную роль играют, как и в луговых ивняках, мезофильные луговые главным образом гипоарктические и аркто-бореальные растения: *Chamerion angustifolium*, *Viola epipsiloides*, *Allium schoenoprasum*, *Anemone richardsonii*, *Solidago compacta*, *Rumex acetosa* ssp. *lapponicus*, *Arctagrostis arundinacea*. Из мезофильных растений тундровых луговин постоянно присутствует гипоарктический вид *Equisetum arvense* ssp. *boreale* и доминируют арктоальпийские виды *Saxifraga nelsoniana* и *Artemisia arctica* ssp. *ehrendorferi*. Достаточно обильны в луго-ивняках гигромезофильные растения — *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata* и *Nardosmia frigida*. Нередко встречается *Chamerion latifolium*, характерный для галечниковых пойм.

Моховой покров луго-ивняков в основном разрежен, видовой состав его сходен с таковым луговых ивняков (то же относится и к другим формациям мозаичных сообществ).

Болото-ивняки объединяют формации травяно-моховых и травяно-кустарничково-моховых болото-ивняков и в районе наших работ более разнообразны, чем луго-ивняки.

Болото-ивняки представлены низкокустарниковыми кальцефитными, реже гемикальцефитными внепойменными сообществами, которые характерны для подзоны северных гипоарктических тундр, но попадаются также и в «островках» южных гипоарктических тундр в условиях заболачивания, приводящего к угнетению роста кустарников. Эти сообщества встречаются на многих элементах рельефа: в депрессиях пологих склонов межгорных котловин, по днищам ложбин стока и в понижениях надпойменных террас.

В травяном ярусе болото-ивняков в отличие от луго-ивняков ведущее место занимают мезогигрофиты и гигрофиты, при этом возрастает относительная роль арктоальпийских видов. Из мезофильных растений по-прежнему, как и в других сообществах, доминирует *Equisetum arvence* ssp. *boreale* и с большим постоянством встречаются *Saxifraga nelsoniana*, *Polygonum viviparum*, *Thalictrum alpinum*. Значительную роль играют и наиболее разнообразно представлены растения сырых эвтрофных тундр: *Saxifraga hirculus*, *Arctagrostis latifolia*, *Poa arctica*, *Saxifraga cernua*, *Lagotis minor*, *Senecio frigidus*, кальцефильный вид *Carex membranacea* и некоторые другие. Однако основными доминантами выступают растения сырых торфянистых луговин — *Nardosmia frigida*, *Polemonium acutiflorum*, *Valeriana capitata* и особенно растения тундровых болот — *Eriophorum polystachyon* (встречаются также *E. russeolum* и *E. medium*), *Carex stans*, *Rumex arcticus*. Из кустарничков обычно доминируют арктоальпийские виды *Salix reticulata*, реже *S. polaris*.

В моховом покрове, как и в заболоченных ивняках, главную роль играет *Tomenthypnum nitens*.

Тундро-ивняки на востоке Чукотского п-ова распространены шире остальных мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами. Они включают одну формацию — травяно-кустарничково-моховых тундро-ивняков, которые представлены кальцефитными пойменными и внепойменными и некальцефитными внепойменными сообществами. Все некальцефитные тундро-ивняки у нас низкокустарниковые, а кальцефитные низко- и среднекустарниковые, причем первые преобладают. Тундро-ивняки нередко можно встретить в самых верхних частях склонов, где условия в целом неблагоприятны для роста кустарниковых ив. Среднекустарниковые сообщества тундро-ивняков характерны только для местообитаний с более благоприятными микроклиматическими условиями. В целом тундро-ивняки распространены довольно широко и на многих элементах рельефа: надпойменных террасах, крутых склонах закрытых долин, шлейфах склонов и т. д.

По нашим наблюдениям, в окрестностях пос. Янракыннот куртины ив в тундро-ивняках приурочены к водотокам с дренажным слоем гальки и щебня, тогда как менее дренированные участки заняты тундровыми сообществами.

В отличие от других мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами, где в нижнем ярусе кустарнички присутствуют в небольшом количестве или чаще отсутствуют, в тундро-ивняках хорошо развит кустарничковый ярус, где доминируют арктоальпийские виды *Salix reticulata*, *S. polaris*, *S. chamissonis*, *Dryas integrifolia* и аркто-бореальные *Empetrum subholarcticum*, *Arctous erythrocarpa*. Реже можно встретить *Cassiope tetragona*, *Betula exilis*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*.

В травяном ярусе тундро-ивняков господствуют арктоальпийские виды из различных эколого-ценотических групп. Из них наиболее разнообразно представлены растения тундровых луговин и сырых эвтрофных тундр *Artemisia arctica* ssp. *ehrendorferi*, *Polygonum viviparum*, *Thalictrum alpinum*, *Parrya nudicaulis*, *Arctagrostis latifolia*, *Pedicularis oederi*, *Lagotis minor*, *Senecio frigidus*. Из гипоарктических представителей этих эколого-ценотических групп доминируют *Equisetum arvense* ssp. *boreale* и *Saussurea angustifolia*. Значительно реже встречаются гигромезофиты. Из мезофильных луговинных видов здесь постоянно присутствуют, а иногда и доминируют *Anemone richardsonii*, *Solidago compacta*, *Festuca altaica*, *F. cryophila*, *Carex podocarpa*. Из кальцефильных видов чаще других встречаются *Anemone parviflora* и *Carex membranacea*. В поймах рек нередко доминирует *Chamerion latifolium*. Гемихионофильные виды представлены главным образом *Dodecatheon frigidum* и *Erigeron humilis*; из хионофильных видов встречается *Parnassia kotzebuei*.

Моховой покров развит достаточно хорошо, видовой состав мхов сходен с таковым луговинно-тундровых ивняков.

Из обзора гомогенных и мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами можно сделать следующие выводы.

1. По своему флористическому составу кустарничково-травяной ярус изученных сообществ ближе всего к луговинным тундрам и тундровым луговинам.[3]

2. Первостепенная роль в ивняковых сообществах принадлежит гипоарктическим и арктоальпийским видам; преобладание первых согласуется с гипоарктическим ареалом сообществ и их эдификаторов — видов кустарников. Из табл. 2 видно, что в составе кустарникового и кустарничково-травяного ярусов на долю гипоарктических видов в среднем приходится 40—50% видового разнообразия, причем наиболее разнообразно гипоарктические виды представлены в луговых и луговинно-тундровых ивняках. В заболоченных ивняках заметно повышается роль арктоальпийских видов; обычно они преобладают над гипоарктическими или находятся в равных с ними соотношениях. Высокая доля арктоальпийцев в ивняковых сообществах отчасти объясняется тем, что работы проводились в районе выходов карбонатных пород. В целом же,

[3] Луговинными тундрами мы вслед за Б. А. Юрцевым (1974) именуем сообщества с доминированием арктоальпийских и гипоарктических кустарничков, в которых виды трав образуют значительную примесь; тундровыми луговинами — сообщества, где приземный ярус кустарничков уже в середине вегетационного периода нередко бывает скрыт более или менее сомкнутым травостоем.

как это хорошо видно из табл. 2, некриофитная фракция почти во всех ивняковых сообществах в 1.5 раза и более преобладает над криофитной. Такое соотношение мы видим и в луго-ивняках. В других же мозаичных сообществах с кустарниковыми ивами главенствующая роль принадлежит криофитной фракции.

3. Наличие многих нециркумполярных видов, общих с Аляской, в кустарничково-травяном ярусе изученных гомогенных и мозаичных сообществ с кустарниковыми ивами позволяет выделить берингийский вариант тундровых ивняков. Особенностью флористического состава кустарничково-травяного яруса изученных нами сообществ является присутствие в нем ряда преимущественно американских и амфиберингийских видов, известных в пределах СССР лишь в восточной части Чукотского п-ова. Часть из них наиболее характерна для тундровых луговин и луговинных тундр, но в то же время эти виды очень обычны, а иногда и доминируют в ивняках *Dodecatheon frigidum*, *Solidago compacta*, *Saussurea angustifolia*. Из видов, типичных для эвтрофных кальцефитных тундр, в сообществах кустарниковых ив постоянно встречается (нередко и в качестве содоминанта) *Anemone parviflora*, очень обычны также *Primula egaliksensis*, *Dendranthema integrifolia*, на прогалинах нередко доминирует *Dryas integrifolia*. Почти идентичен по обе стороны Берингова пролива набор кустарниковых видов ив (*Salix alaxensis*, *S. lanata* ssp. *richrdsonii*, *S. pulchra*), который существенно отличается от такового более континентальных районов Чукотской тундры отсутствием *S. krylovii*.

Автор выражает искреннюю благодарность Б. А. Юрцеву за помощь и ценные советы и О. М. Афониной за определение мхов к геоботаническим описаниям.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР (1960—1980) 1—8. Л., Наука. — Афонина О. М., Макарова И. И. (1980). Парциальная флора окружения горячих ключей: мхи и лишайники. В кн.: Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., Наука. — Секретарева Н. А. (1979). Сообщества кустарниковых ив на востоке Чукотского полуострова. Бот. ж., 64, 7. — Юрцев Б. А. (1974). Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., Наука. — Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. (1979). Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1, 2. Бюл. МОИП, отд. биол., 84, 5, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 VI 1980.

SUMMARY

A review of the homogeneous and mosaic communities with willow shrubs dominating in the eastern part of the Chukotka Peninsula (Secretareva 1979), illustrated by the 14 summary lists of geobotanical descriptions, is given. According to floristic composition the willow shrub-herbaceous layer is the closest to the meadow tundras and tundra meadows. The most important role is given to hypoarctic and arcto-alpine species; predominance of the hypoarctic species conforms to the hypoarctic area of the communities and their edificators — shrub species, whereas frequent occurrence of arcto-alpine species is partly connected with the wide spreading of the limestone outcrops. The presence of many amphiberingean and mostly american species, which are common for Alaska, allows to establish the beringean variety of the tundra osier-beds.

УДК 582.594.2 (47+57)

Л. В. Аверьянов

DACTYLORHIZA MACULATA S. L. (*ORCHIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ СССР

L. V. AVERYANOV. *DACTYLORHIZA MACULATA* S. L. (*ORCHIDACEAE*) IN THE USSR

Несколько таксонов вида-агрегата *Dactylorhiza maculata* s. l. группируются в диплоидный и тетраплоидный ряды. Диплоидные и тетраплоидные расы, имеющие сходное распространение, замещают друг друга в различных местообитаниях из-за строго различной экологической приуроченности. В образовании рас диплоидного и тетраплоидного рядов наблюдается параллелизм, поэтому расы морфологически иногда трудно различимы. Расы одного уровня плоидности морфологически и географически обособлены, но в местах контакта, гибридизируя, образуют зону интрогрессии. Гибриды между расами разного уровня плоидности стерильны. Все расы объединяются в один вид-агрегат — *D.* aggr. *maculata*, включающий *D. fuchsii*, *D. psychrophila*, *D. meyeri* с 2n=40 и *D. maculata*, *D. elodes*, *D. sudetica*, *D. ericetorum*, *D. transsilvanica* с 2n=80. Приведены ключ для их определения, краткие диагнозы, синонимика, сведения о распространении, экологии и хромосомных числах. Описан гибрид *D.*×*komiensis* (=*D. maculata*×*D. meyeri*).

Филогенетически диплоидные расы являются исходными для тетраплоидных. Последние, видимо, возникли на основе диплоидов и получили массовое распространение только в позднеголоценовое время.

Отмечается возможность образования полиплоидных и анеуплоидных форм в популяциях *D.* aggr. *maculata* за счет мейотических и митотических аномалий и нарушения процесса оплодотворения. Такие формы очень редки и не связаны с таксономической дифференциацией.

Пальчатокоренник пятнистый *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. в наиболее широком понимании объема этого вида составлен многими морфологически более или менее обособленными расами, кариосистематическое изучение которых представляет значительный интерес. Эти расы могут быть разделены на две группы: диплоидную — с 2n=40 и тетраплоидную — с 2n=80 (Vermeulen, 1938, 1947; Heslop-Harrison, 1951; Аверьянов, 1979а, б; Аверьянов и др., 1980, и др.). В Европе диплоидные и тетраплоидные расы распространены очень широко, однако совместно они растут очень редко, обычно замещая друг друга в различных по экологическим условиям местообитаниях. Причиной этого являются различные требования их к качеству почвы. Диплоиды более требовательны к плодородию почвы и не выносят сильно оподзоленных, кислых почв, тетраплоиды, наоборот, выносят большую кислотность субстрата и значительно менее требовательны к плодородию почвы (Heslop-Harrison, 1951; Kliphuis, 1963; Аверьянов и др., 1980). Морфологические признаки диплоидных и тетраплоидных рас варьируют очень широко, но тем не менее их обычно удается различать не только по экологии, но и по морфологии: диплоиды имеют более широкие, менее килеватые и обычно закругленные на верхушке нижние листья, а у тетраплоидов все листья более узкие и на верхушке островатые. В литературе отмечается также некоторая корреляция между уровнем плоидности и степенью рассеченности губы цветка (Heslop-Harrison, 1951), однако эта корреляция у растений с территории СССР слабо выражена (Аверьянов, 1979а).

Облик как 40-, так и 80-хромосомных рас не является одинаковым на всем протяжении их ареала. При этом в их широтной изменчивости обнаруживается примечательный параллелизм: как у диплоидов, так и у тетраплоидов по направлению к северу снижается высота растения, листья становятся мельче

и уменьшаются в числе. В литературе (Heslop-Harrison, 1951) высказывалось мнение, что в целом такая изменчивость носит клинальный характер. Однако при становлении современной растительности и флоры на территории Европы в течение голоцена выработался целый ряд более или менее дискретных рас *D. maculata* s. l., что уже отмечалось в работах многих авторов. Так, раса с 2n=40, известная под названием *D. fuchsii* (Druce) Soó и описанная из Великобритании, связана с неморальными группировками растительности и широко распространена в зоне широколиственных и смешанных лесов на территории всей Европы. *D. saccifera* (Brongn.) Soó, растущая в Южной Европе, является 80-хромосомным аналогом этой расы. Обе эти расы характеризуются большими размерами всех частей растения, широкими листьями, крупными цветками с широкой сильно рассеченной губой. Кроме того, они имеют до 6 хорошо развитых листьев на стебле, а между собой различаются формой верхушки листа: у *D. fuchsii* листья на верхушке закругленные, а у *D. saccifera* они обычно островатые.

В Средней и особенно в Северной Европе эти две расы замещаются другими расами *D. maculata* s. l. с иной экологической приуроченностью. В группах ассоциаций эвтрофного ряда заболачивания (Heslop-Harrison, 1951; Аверьянов и др., 1980), а именно на различных типах мезотрофных и эвтрофных, особенно ключевых болот — местообитаний с богатым минеральным питанием и низкой кислотностью почвы, встречается диплоидная раса *D. maculata* s. l. Однако она не тождественна *D. fuchsii* и отличается от этого вида меньшими размерами этого растения и числом развитых листьев. Эта раса была описана в качестве разновидности *Orchis maculata* L. var. *meyeri* Reichenb. fil., а позднее переведена в ранг подвида. В ранге вида ее следует называть *Dactylorhiza meyeri* (Reichenb. fil.) Aver.

Тетраплоидная (2n=80) раса в Средней и Северной Европе занимает разнообразные местообитания олиготрофного ряда заболачивания, для которых характерны сильная оподзоленность и более или менее высокая кислотность почвы. Именно ей соответствует голотип *Orchis maculata* (Vermeulen, 1947; Heslop-Harrison, 1951), и поэтому для нее в ранге вида следует применять название *Dactylorhiza maculata* s. str. От более южной *D. saccifera* этот вид отличается более узкими листьями и меньшим их числом, а также меньшими размерами всех частей растения.

D. maculata s. str. и *D. meyeri* являются обычными растениями в Средней и Северной Европе, имеющими только 2—3 вполне развитых листа в нижней части стебля и характеризующимися меньшими размерами всего растения. Между собой они различаются шириной и формой нижних листьев. В Западной Европе тетраплоидной расе обычно свойственна слаборассеченная губа цветка. Однако в пределах севера европейской части СССР диплоиды и тетраплоиды по этому признаку плохо различаются.

Особое положение занимают растения, связанные с очень бедными почвами верховых сфагновых болот и торфянистых вересковых пустошей Западной и Северо-Западной Европы. Морфологически они хорошо отличаются от перечисленных выше рас и могут быть разделены на два вида — *D. elodes* (Griseb.) Aver. и *D. ericetorum* (Linton) Aver. Первый из них характеризуется пестрыми цветками с широкой почти нерассеченной губой и очень тонким шпорцем, а также узкими сильно килеватыми листьями. Он довольно широко распространен в Западной Европе и на территории европейской части СССР. Представители *D. ericetorum* — низкорослые, очень узколистные растения, которые встречаются на вересковых пустошах Западной и Северо-Западной Европы. На территории СССР они отмечаются только в Прибалтике на островах Балтийского моря (Soó, 1969).

В альпийском поясе гор Средней Европы и в Арктике существуют еще две довольно своеобразные расы *D. maculata* s. l., для которых характерны карликовые размеры всего растения (до 20 см высотой), имеющего только 1—2 небольших вполне развитых листа на стебле.

Раса, оказавшаяся, по нашим исследованиям, диплоидной, называется *D. psychrophila* (Schlechter) Aver. Принятый P. Vermeulen (1947) неотип этого

таксона вполне соответствует широко распространенной на крайнем севере европейской части СССР карликовой диплоидной расе *D. maculata* s. l.

Арктоальпийская тетраплоидная раса (Vöth, Greilhuber, 1980) подобного же облика называется *D. sudetica* (Poch ex Reichenb. fil) Aver. По-видимому, обе эти расы имеют почти совпадающие ареалы, которые охватывают европейскую Арктику, Северный и Средний Урал, высокогорья Западной Европы и Алтай. Здесь также наблюдается различная экологическая приуроченность 40- и 80-хромосомных рас, а морфологические различия между ними также заключаются в ширине листьев и форме их верхушек.

Параллелизм формообразования у 40- и 80-хромосомных цитотипов *D. maculata* s. l. отнюдь не исчерпывается широтной изменчивостью. В некоторых районах сформировались самостоятельные узкоэндемичные расы *D. maculata* s. l. с разными хромосомными числами. Таковы расы, не имеющие антоциановых пигментов в цветках и известные под названием *D. fuchsii* ssp. *o'kellyi* (Druce) Soó с 2n=40 и *D. maculata* ssp. *transsilvanica* (Schur) Soó с 2n=80. Первая из этих рас распространена на территории Великобритании, вторая отмечена только в Карпатах.

Относительно таксономического ранга рас диплоидного и тетраплоидного цитотипов *D. maculata* s. l. существуют разные мнения. Часть авторов (Vermeulen, 1938, 1947; Heslop-Harrison, 1951, и др.) объединяют все диплоидные формы под названием *D. fuchsii*, а тетраплоидные — под названием *D. maculata*, считая эти виды хорошо разграниченными. Другие авторы (Kliphuis, 1963; Groll, 1965; Vöth, Greilhuber, 1980) считают вообще невозможным принимать эти цитотипы за самостоятельные виды. Это обосновывается современной биологической концепцией вида (Майр, 1968, 1974; Грант, 1980), поскольку между этими видами отсутствует генетическая изоляция (Hagerup, 1944; Аверьянов, 1979а). Кроме того, в местах, где мозаичность почв разной кислотности велика, популяции разных цитотипов могут произрастать совместно, отчасти гибридизируя друг с другом, и поэтому различать цитотипы по морфологическим признакам становится очень трудно (Kliphuis, 1963; Groll, 1965; Аверьянов, 1979а; Vöth, Greilhuber, 1980). Отметим также, что фенотипическая изменчивость диплоидов и тетраплоидов очень велика. Например, пересадка их в одинаковые местообитания приводит к образованию морфологически очень сходных растений (Stephenson T., Stephenson T. A., 1921; Kliphuis, 1963). В природе, однако, различная экологическая приуроченность диплоидов и тетраплоидов проявляется всегда очень отчетливо (Аверьянов и др., 1980). Мы считаем более удобным и хорошо обоснованным предложение V. Heywood (1963) называть группы близких и относительно слабо обособленных друг от друга таксонов различного происхождения видами-агрегатами. В вид-агрегат объединяются таксоны-биномиалы, которые в какой-то степени соответствуют монотипным видам, признаваемым сторонниками концепции всегда монотипного вида. Это предложение, по нашему мнению, является технически очень удобным, а кроме того, оно допускает в ряде случаев определение растений только до вида-агрегата. Отчасти оно использовалось и некоторыми отечественными систематиками (Цвелев, 1976).

В пределах СССР оба цитотипа *D. maculata* s. l. также представлены несколькими расами, что определяется многообразием природных условий и сложной послеледниковой историей его территории. Эти расы, на наш взгляд, заслуживают выделения в самостоятельные таксономические единицы, группирующиеся в диплоидный и тетраплоидный ряды. Поскольку они имеют очень различное, вероятно, отчасти гибридное происхождение, вряд ли правильно принимать их за подвиды одного и того же вида — *D. maculata* s. l.

Ниже приводим ключ для определения таксонов, слагающих *Dactylorhiza* aggr. *maculata* на территории СССР, и их обзор.

1. Цветки желтовато-белые; растение Карпат . . . . 5. *D. transsilvanica*
\+ Цветки пурпуровые, лиловые, розовые, реже белые, с лилово-малиновыми штрихами и точками на более светлом фоне, очень редко чисто-белые (альбиносы) . . . . 2.

2. Арктические растения 7—20 (25) см выс., с 1—2 вполне развитыми листьями; следующие за ними верхние (стеблевые) листья очень мелкие, иногда мельче прицветников; соцветие довольно плотное, немногоцветковое, короткоцилиндрическое, иногда почти головчатое . . . . 3.

+ Растения (20) 25—60 (80) см выс., с 2—6 вполне развитыми листьями; следующие за ними верхние (стеблевые) листья прицветниковидные, но обычно крупнее прицветников; соцветие многоцветковое, цилиндрическое . . . 4.

3. Вполне развитые листья до 8(10) мм шир., от линейно-ланцетных до ланцетных, килеватые, островатые на верхушке, часто дуговидно изогнутые, обычно пятнистые, с округлыми пятнами; растение олиготрофных растительных группировок . . . . 8. *D. sudetica*

+ Вполне развитые листья 8—10 (15) мм шир., от ланцетных до широкоовальных, на верхушке закругленные, без киля или слабо килеватые, прямо отклоненные, часто сближенные у основания стебля, обычно пятнистые, с продолговатыми пятнами, расположенными поперек листа; растение эвтрофных местообитаний и прибрежных галечников . . . . 3. *D. psychrophila*

4. Нижние, вполне развитые листья от линейных до широколанцетных, на верхушке островатые, обычно сильно килеватые, с максимальной шириной листа близ середины или ниже его середины; пятна на листьях округлые; растение ассоциаций олиготрофного ряда заболачивания . . . 5.

+ Нижние, вполне развитые листья от широколанцетных до обратнояйцевидных, на верхушке закругленные, без киля или едва килеватые, с наибольшей шириной выше их середины, без пятен или пятнистые, но тогда с продолговатыми пятнами, расположенными поперек листа; растение ассоциаций эвтрофного ряда заболачивания . . . . 7.

5. Вполне развитые листья линейные или узколанцетные, сильно килеватые, часто вдоль сложенные; губа цветка слабо трехлопастная; средняя ее доля в виде зубчика; шпорец очень узкий, уже 1 мм . . . . 6.

+ Вполне развитые листья ланцетные или широколанцетные, килеватые или слабо килеватые; губа цветка от слабо трехлопастной до почти наполовину рассеченной, с рисунком из концентрических темных полос или продолговатых штрихов на светлом фоне; шпорец более широкий, 1—2 мм шир.; растение заболоченных кислых почв (заболоченные леса, луга, окраины олиготрофных болот) . . . . 4. *D. maculata*

6. Листья от линейных до узколанцетных, отклоненные, часто дуговидно изогнутые, вдоль сложенные; губа цветка с пестрым рисунком из лилово-малиновых точек и штрихов на светлом фоне; прицветники и цветонос зеленые; растение торфяных верховых болот и заболоченных сфагновых сосняков . . . . 6. *D. elodes*

+ Листья линейные, сильно килеватые, прямые, часто вдоль сложенные, более или менее прижатые к стеблю; губа цветка с рисунком из темных линий или продолговатых штрихов на розовом или темно-розовом фоне; цветонос в верхней части и прицветники обычно красновато-бурые; растение вересковых пустошей Западной Европы . . . . 7. *D. ericetorum*

7. Растение 25—35 (45) см выс.; вполне развитых листьев 2—3, всего листьев 4—5 (7), нижние листья 1.5—2 (2.5) см шир., 4—8 (10) см дл., чаще пятнистые; губа цветка от слабо трехлопастной до рассеченной на $^{2}/_{3}$ своей длины, с ярким рисунком из концентрических полос и продолговатых штрихов; растение сырых мелко- и высокотравных лесов, травянистых и зеленомошных болот, мест выхода ключей и прибрежных галечников . . . . 2. *D. meyeri*

+ Растение 35—60 (80) см выс.; вполне развитых листьев 3—6, 2—4 (5) см шир., 8—15 (18) см дл., часто без пятен или с бледными пятнами; губа цветка глубоко трехрассеченная, с длинной клиновидной средней лопастью, большей частью слабо окрашенная, с пестрым рисунком; соцветие длинное, многоцветковое, рыхлое; растение широколиственных и смешанных лесов на богатых гумусом почвах, особенно мест выхода известняков . . . . 1. *D. fuchsii*

1. *D. fuchsii* (Druce) Soó, 1962, Nomina Nova Generis Dactylorhiza: 8; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 350, comb. invalid. — *Orchis fuchsii* Druce, 1914, Rep. Bot. Soc. Exch. Club Brit. Isles, 4 : 105. — *Dactylorchis fuchsii* (Druce) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids: 147, p. p. quoad ssp. typica Verm. (nom. illeg.). — *Orchis maculata* L. ssp. *fuchsii* (Druce) Jørgens. 1953, in Rostrup, Danske Fl., ed. 18 : 134. — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó ssp. *fuchsii* (Druce) Hyl. 1966, Nord. Kärlväxtfl. 2 : 387, comb. invalid. — *D. fuchsii* ssp. *fuchsii*: Rothm. 1976, Exkursionsfl.: 640; Soó, 1980, Fl. Europ. 5 : 336.

Довольно крупное растение; стебель плотный, прямостоячий, 35—60 (80) см выс., с 7—12 листьями, из которых 3—6 нижних вполне развиты, остальные значительно мельче, в верхней части стебля прицветникообразные; вполне развитые листья от широколанцетных до обратнояйцевидных, 8—15(18) см дл., 2—4 (5) см шир., на верхушке тупые, обычно закругленные, к основанию постепенно суженные, с наибольшей шириной выше середины, обычно непятнистые, реже с бледными пятнами; соцветие многоцветковое, довольно рыхлое, цилиндрически-коническое, длинное; цветки обычно бледноокрашенные; губа цветка с рисунком из более темных штрихов и точек на светлом фоне, обычно сильно трехрассеченная, средняя доля клиновидная, у́же боковых, неясно ромбических лопастей. Цветет в июле. 2n=40. Описан из Великобритании.

Этот таксон приурочен главным образом к неморальным растительным группировкам, встречаясь на хорошо увлажненных, плодородных, богатых гумусом почвах. Как характерный элемент широколиственных лесов он широко распространен в Средней и Южной Европе, в том числе на территории СССР. Не вызывает сомнения, что *D. fuchsii* мог проникать далеко на север и северо-восток СССР во время миграции широколиственных пород с юга и юго-запада в первой половине субатлантического периода голоцена (Гроссет, 1967). В дальнейшем оподзоливание и заболачивание почв вместе с похолоданием климата вызвали быструю деградацию широколиственных флор на территории Северо-Запада СССР (Гроссет, 1967). Наиболее ярко следы миграций теплолюбивых видов в настоящее время выражены здесь лишь на безлесных обнажениях известняков в местах размыва основных коренных пород крупными реками (Кирпичников, 1947; Юдин, 1963; Лащенкова, 1965, 1970). Такие условия для *D. fuchsii* являются мало подходящими. Данные о нахождении этого вида на территории Мурманской обл., в Карелии и Коми АССР (Орлова, 1954; Раменская, 1960; «Определитель высших растений Коми АССР», 1962; Мартыненко, 1976; Смольянинова, 1976) в основном относятся к *D. meyeri*.

Значительное плодородие почв на севере европейской части СССР сохраняется лишь в местах мощных выходов известняков (Гроссет, 1967). Здесь находят убежище неморальные группировки растительности с *Asarum europaeum* L. и *Pulmonaria obscura* Dumort. (Юдин, 1954). Повышенное богатство почв в таких районах ведет также к заметному обогащению их флор орхидными (Кобелева, 1969). *D. fuchsii*, являясь тенелюбивой расой, предпочитающей хорошо дренированные и богатые почвы с достаточным увлажнением, в северной части своего ареала — на юге Карелии и Коми АССР — встречается среди близких к неморальным лесных группировок. В европейской части СССР *D. fuchsii* севернее широты Петрозаводска и Сыктывкара не встречается; на восток он проникает вместе с такими европейскими неморальными элементами, как *Asarum europaeum*, *Sanicula europaea* L. и другими видами, с которыми эта раса, по-видимому, связана флорогенетически.

2. **D. meyeri (Reichenb. fil.) Aver. stat. nov.** — *Orchis maculata* L. var. *meyeri* Reichenb. fil. 1851, Icon. Fl. Germ. Helv. 13—14 : 67. — *Dactylorchis fuchsii* (Druce) Verm. var. *meyeri* (Reichenb. fil.) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids: 146. — *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó ssp. *fuchsii* var. *meyeri* (Reichenb. fil.) Soó, 1962, Nomina Nova Generis Dactylorhiza: 8; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 351, comb. invalid. — *D. maculata* (L.) Soó ssp. *meyeri* (Reichenb. fil.) Tournay, 1967, in Mullenders, Fl. Belg. : 691.

Растение средних размеров; стебель прямостоячий, плотный, 25—35 (45) см выс., с 4—5 (7) листьями, из которых 1—3 нижних вполне развиты, а осталь-

ные прицветникообразные; вполне развитые листья широколанцетные, эллиптические или яйцевидные, без киля или едва килеватые, при основании суженные, с наибольшей шириной выше середины, (3) 4—8 (10) см дл., (1) 1.5—2 (2.5) см шир., обычно пятнистые; пятна продолговатые, сливающиеся на верхней стороне листа в неясные поперечные линии; соцветие плотное, многоцветковое, цилиндрическое; губа цветка от немного- до очень глубоко трехрассеченной (на $^2/_3$ своей длины); средняя доля клиновидная, равна боковым лопастям по ширине или у́же их; цветки ярко окрашенные; рисунок на губе из многочисленных темных лилово-малиновых концентрических полос и длинных штрихов на более или менее светлом фоне. 2n = 40, 41. Описан из Северной Европы.

На севере и особенно на северо-востоке европейской части СССР этот вид распространен очень широко и обычен во всех ассоциациях евтрофного ряда заболачивания: на мезотрофных и евтрофных, особенно травянистых лесных и ключевых болотах, у выходов ключей в долинах рек, на прибрежных галечниках и в высокотравных лесах на влажной почве.

D. meyeri обычен всюду на севере европейской части СССР, в предгорьях Урала и в Западной Сибири, проникает на восток до Байкала, где вытесняет все остальные виды *D.* aggr. *maculata*. На кислых, сильно оподзоленных почвах этот вид не встречается.

3. ***D. psychrophila*** **(Schlechter) Aver. stat. nov.** — *Orchis maculata* L. var. *psychrophila* Schlechter, 1928, in G. Keller und Schlechter, Monogr. Orch. 1 : 183. — *Dactylorchis fuchsii* (Druce) Verm. ssp. *psychrophila* (Schlechter) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids: 150. — *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó ssp. *fuchsii* var. *psychrophila* (Schlechter) Soó, 1962, Nomina Nova Generis Dactylorhiza : 8; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 351, comb. invalid. — *D. fuchsii* ssp. *psychrophila* (Schlechter) Holub, 1964, Preslia, 36 : 252.

Очень мелкое растение; стебель тонкий, 7—20 (25) см выс., с 1—2 вполне развитыми листьями, обычно сближенными у основания стебля, 2—5 см дл., 5—10 (15) мм шир.; всего листьев 2—5 (6), верхние из них очень мелкие, прицветникообразные, вполне развитые листья от ланцетных до обратнояйцевидных, на верхушке закругленные, без киля или слабо килеватые, с наибольшей шириной выше середины, часто сильно пятнистые; пятна продолговатые, на верхней поверхности листа иногда сливающиеся в неясные поперечные линии; соцветие плотное, малоцветковое, короткоцилиндрическое, туповатое, иногда почти головчатое; цветки некрупные, ярко окрашенные; губа цветка от очень слабо до сильно (на $^2/_3$ своей длины) трехрассеченной; средняя доля от маленькой, зубчиковидной до $^2/_3$ длины всей губы клиновидной, равная по ширине боковым лопастям или у́же их; рисунок на губе из темно-лиловых линий и штрихов на более светлом фоне. 2n = 40, 41. Описан из Северной Европы. Неотип из Финляндии.

Встречается в составе эвтрофных ассоциаций растительности в тундре и лесотундре, в местах выходов ключей, на травянистых и зеленомошных болотах, по сырым берегам рек и ручьев, часто на прибрежных галечниках. Широко распространен в Фенноскандии и на севере европейской части СССР севернее широты Архангельска. Изредка, однако, этот вид проникает на юг до широты Сыктывкара, где отмечен на ключевых болотах. Возможно, что он встречается также в субальпийском поясе гор Европы и Азии (Алтай).

4. *D. maculata* (L.) Soó, 1962, Nomina Nova Generis Dactylorhiza: 7; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 348, comb. invalid. — *Orchis maculata* L. 1753, Sp. Pl. : 942. — *Dactylorchis maculata* (L.) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids: 130, p. p. quoad ssp. typica Verm. — *Dactylorhiza maculata* ssp. *maculata*: Hyl. 1966, Nord. Karlväxtfl. 2 : 236; Rothm. 1976, Exkursionsfl.: 639; Soó, 1980, Fl. Europ. 5 : 336.

Растение средних размеров; стебель прямостоячий, плотный, 25—45 (50) см выс., с 4—5 (7) листьями, из которых 2—3 нижних вполне развиты, остальные прицветникообразные; нижние, вполне развитые листья от широколанцетных до ланцетных, килеватые, на верхушке островатые, 4—10 (14) см дл., (7) 10—15 мм шир., часто пятнистые; пятна круглые, крупные, иногда сливаются к основанию листа между собой; соцветие до 10 (12) см дл., цилиндрическое; губа

цветка обычно рассечена до $^1/_3$ ее длины от верхушки; ее средняя доля клиновидная, у́же боковых лопастей, неясно полуокруглой формы; рисунок на губе обычно из концентрических полос и продолговатых штрихов темно-малинового цвета на более светлом фоне; шпорец 1—2 мм шир., длиннее половины завязи. Цветет в июле. 2n=80, 78. Описан из Европы.

На территории СССР, особенно на северо-востоке европейской части страны, часто встречаются растения, отличающиеся от типа этого вида более рассеченной губой цветка и более мелкими ее размерами. Экологически этот вид тяготеет к сильно оподзоленным почвам, выдерживает значительную кислотность. Растения этого типа обычны в заболоченных лесах и на лугах, по окраинам верховых болот. Показателем бедности и высокой кислотности почв этих местообитаний является присутствие сфагновых мхов. Вид этот очень обычен на всей территории европейской части СССР, за исключением самых южных и северных районов. Ареал *D. maculata* s. str. охватывает Среднюю и Северную Европу и европейскую часть СССР. К востоку вид становится более редким, но заходит в Западную Сибирь.

5. ***D. transsilvanica*** **(Schur) Aver. stat. nov.** — *Orchis transsilvanica* Schur, 1866, Enum. Pl. Transsilv. : 643; id. 1853, Verh. Sibenb. Ver. Naturw. App. : 72, nom. nud. — *Dactylorchis maculata* (L.) Verm. ssp. *transsilvanica* (Schur) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids : 141. — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó ssp. *transsilvanica* (Schur) Soó, 1962, Nomina Nova Generis Dactylorhiza : 7; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 349, comb. invalid.; id. 1980, Fl. Europ. 5 : 339. — *D. fuchsii* (Druce) Soó ssp. *transsilvanica* (Schur) Fröhner, 1968, Ber. Arbeitsgemeinschaft Sächs. Bot. 8 : 143; Rothm. 1976, Exkursionsfl. : 640.

D. transsilvanica в гербарии трудно отличима от других видов *D.* aggr. *maculata*. Этот вид является редким, и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), по-видимому, отсутствует. На территории СССР он встречается только в Карпатах (Soó, 1969; Фодор, 1974).

Ареал *D. transsilvanica* очень невелик. Кроме СССР, этот вид встречается еще в Румынии и Югославии (Soó, 1960). Описан из Трансильвании.

6. ***D. elodes*** **(Griseb.) Aver. stat. nov.** — *Orchis elodes* Griseb. 1846, Über die Bildung des Torfs: 25. — *O. maculata* L. var. *praecox* Webster, 1886, Brit. Orchids : 54, p. p. — *Dactylorchis maculata* (L.) Verm. ssp. *elodes* (Griseb.) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids : 137. — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó ssp. *elodes* (Griseb.) Soó, 1962, Nomina Nova Generis *Dactylorhiza* : 7; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 349, comb. invalid.; Rothm. 1976, Exkursionsfl. : 639; Soó, 1980, Fl. Europ. 5 : 336. — *D. maculata* var. *praecox* (Webster) Soó, 1962, l. c. : 7, p. p.

Невысокое растение; стебель тонкий, слабый, часто извилистый, 20—30 см выс., с 3—5 (7) листьями, из которых нижние 2—3 вполне развиты, остальные прицветникообразные; нижние, вполне развитые листья очень узкие (до 1 см шир.), от ланцетных до линейных, сильно килеватые, часто вдоль сложенные и дуговидно изогнутые, на верхушке заостренные, обычно пятнистые, с круглыми некрупными пятнами; соцветие 3—6 (8) см дл., цилиндрическое, туповатое; цветки небольшие; губа цветка слабо лопастная, с маленькой центральной лопастью в виде зубчика и рисунком из темных лилово-малиновых точек и штрихов на светло-розовом, иногда почти белом фоне; шпорец обычно очень узкий, до 1 мм шир.; растение верховых торфянистых сфагновых болот и сильно заболоченных сфагновых сосновых лесов. Цветет в начале июля, раньше *D. maculata* s. str. 2n = 80. Описан из Германии

Эта раса сфагновых болот распространена довольно широко во всей Средней и Северной Европе, а также на северо-западе СССР. Изредка она встречается и в южной части ареала *D. maculata* s. l., а также проникает на восток, в Западную Сибирь.

7. ***D. ericetorum*** **(Linton) Aver. stat. nov.** — *Orchis maculata* L. ssp. *ericetorum* Linton, 1900, Fl. Bournemouth : 208. — *Dactylorchis maculata* (L.) Verm. ssp. *ericetorum* (Linton) Verm. 1947, Stud. Dactylorchids: 141. — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó var. *ericetorum* (Linton) Soó, 1960, Ann. Univ. Sci.

Budapest., Sect. Biol., 3 : 349, comb. invalid. — *D. maculata* ssp. *ericetorum* (Linton) Hunt et Summerhayes, 1965, Watsonia, 5, 2 : 130.

Характерен для вересковых пустошей Западной Европы. Указывается для территории советской Прибалтики (Soó, 1969), однако растений, относящихся к этому таксону, среди обширного материала из Прибалтики, хранящегося в Гербарии БИН, мы не видели. 2n=80. Описан из Великобритании.

8. ***D. sudetica*** **(Poch ex Reichenb. fil.) Aver. stat. nov.** — *Orchis maculata* L. var. *sudetica* Poch ex Reichenb. fil. 1851, Icon. Fl. Germ. Helv. 13—14 : 66. — *O. maculata* var. *praecox* Webster, 1886, Brit. Orchids : 54, p. p. — *Dactylorchis maculata* (L.) Verm. ssp. *elodes* (Griseb.) Verm. var. *sudetica* (Poch ex Reichenb. fil.) Verm. 1949, Nederl. Kruidk. Arch. 54 : 236. — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó ssp. *elodes* (Griseb.) Soó var. *sudetica* (Poch ex Reichenb. fil.) Soó, 1962, Nomina Nova Generis Dactylorhiza : 7; id. 1960, Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3 : 349, comb. invalid. — *D. maculata* (L.) Soó ssp. *elodes* (Griseb.) Soó var. *praecox* (Webster) Soó, 1962, l. c. : 7, p. p. — *D. maculata* ssp. *sudetica* (Poch ex Reichenb. fil.) Vöth, 1980, Linzer Biol. Beitr. 12, 2 : 430.

Очень мелкое растение; стебель тонкий, 10—20 (25) см выс., несет 3—4 (5) листьев, из которых вполне развиты только 1—2 нижних листа, остальные очень мелкие, прицветникообразные; нижние листья ланцетные или узколанцетные, на верхушке островатые, обычно килеватые, 2—5 см дл., 0.5—1 см шир., часто пятнистые; пятна округлые; соцветие короткое, густое, немногоцветковое, короткоцилиндрическое, иногда почти головчатое; форма губы цветка варьирует от почти цельной до рассеченной почти наполовину; ее центральная доля от зубчиковидной до клиновидной, одинаковой длины с боковыми лопастями. 2n = 80. Описан с Судет.

Эта раса распространена в субальпийском поясе гор Центральной Европы, а также на европейском севере, где она предпочитает сфагновые участки тундры. В СССР встречается на широте полярного круга и севернее. Кроме того, *D. sudetica*, вероятно, встречается в горах Урала и на Алтае.

Dactylorhiza maculata×D. meyeri=D. ×komiensis Aver. hybr. nov. — Inter species *D. maculata* (L.) Soó s. str. et *D. meyeri* (Reichenb. fil.) Aver. intermedia est; caulis erectus, 28—36 cm alt.; folia bene evoluta in numero 2, maculata, 1.5—2.5 cm lt. et 6.5—12 cm lg.; inflorescentia breviter cylindrica. 2n=60.

T y p u s: In viciniis opp. Syktyvkar (inter Syktyvkar et Visinga), in pineto herboso-muscoso, N 742 (864), 16 VII 1980, A. Lavrenko (LE).

Промежуточный между видами *D. maculata* (L.) Soó s. str. и *D. meyeri* (Reichenb. fil.) Aver.; стебель прямостоячий, 28—36 см выс.; вполне развитых листьев 2, пятнистых, 6.5—12 см дл. и 1.5—2.5 см шир.; соцветие короткоцилиндрическое. 2n=60.

Т и п: Окрестности Сыктывкара (между Сыктывкаром и Визингой), травянисто-зеленомошный сосновый лес, № 742 (864), 16 VII 1980, А. Лавренко (LE).

П а р а т и п ы (paratypi). Там же, №№ 740, 743, 745, он же (LE).

Встречается редко. Лишь 4 экземпляра *D.×komiensis* найдены в популяциях *D. meyeri* в окрестностях Сыктывкара в травянисто-зеленомошном сосновом и травянистом смешанном лесу. Триплоидные растения такого же происхождения отмечались и раньше как на территории Северо-Запада СССР (Аверьянов, 1979б), так и в Средней Европе (Vöth, Greilhuber, 1980).

Если гибриды между 40- и 80-хромосомными расами *D.* aggr. *maculata* редки и обычно полностью стерильны, то расы внутри одного ряда плоидности могут беспрепятственно гибридизировать, образуя в местах контакта обширную зону интрогрессии.

Следует отметить, что триплоиды в популяциях *D.* aggr. *maculata* не всегда имеют гибридное происхождение. Неоднократно была показана возможность возникновения триплоидов на основе только диплоидных форм в популяциях видов, потенциально способных к апомиксису (Мирошниченко, Аврасина, 1975; Gadella, 1977). Именно аномалиями в развитии гамет и оплодотворении можно объяснить возникновение геномных форм *D. maculata* s. l. с 2n=100 и 2n=120 (Kliphuis, 1963; Аверьянов, 1979а, б). Морфологически такие формы слабо выражены и, вероятно, возникновение их не связано с таксономической

дифференциацией. Формы с 2n = 60, 2n = 100, 2n = 120 являются редкими аномалиями; они, как правило, полностью стерильны и имеют ничтожно малый удельный вес в популяциях 40- и 80-хромосомных рас *D.* aggr. *maculata.*

Филогенетически расы диплоидного ряда несомненно являются исходными для всего *D.* aggr. *maculata*, тем более что имеются данные о возможности спонтанного возникновения тетраплоидов на основе диплоидных растений *D. maculata* s. l. (Hagerup, 1944). Тетраплоиды представляют собой более адаптивный тип в местообитаниях с бедными почвами и получили массовое развитие, вероятно, именно в позднеголоценовое время, когда процессы оподзоливания и заболачивания почв на территории Европы приобрели значительные масштабы.

Неоднократно отмечались также анеуплоидные формы с 2n = 41 и 2n = 78 и другими числами хромосом для *D.* aggr. *maculata* (Maude, 1939) и случаи соматической полиплоидии в корнях диплоидов (например, у *D. meyeri*). В цветущем состоянии эти формы не отличаются от нормальных растений. Все они являются скорее аномалиями и возникают за счет нарушений мейоза или митоза. Мы не выявили особых морфологических признаков или определенной экологической приуроченности этих форм.

ЛИТЕРАТУРА

Аверьянов Л. В. (1979а). О внутривидовой структуре таксона *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s. l. (сем. *Orchidaceae*). Бот. ж., 64, 4. — Аверьянов Л. В. (1979б). Хромосомные числа некоторых видов сем. *Orchidaceae* с территории северо-запада СССР. Бот. ж., 64, 6. — Аверьянов Л. В., Аверьянова Е. Л., Лавренко А. Н. (1980). Кариосистематическая характеристика рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) на территории Среднего Тимана. Бот. ж., 65, 7. — Грант В. (1980). Эволюция организмов. М., Мир. — Гроссет Г. Э. (1967). Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. Бюл. МОИП, отд. биол., 72, 5. — Кирпичников М. Э. (1947). Заметка о флоре известняков по реке Белой Кедве. Бот. ж., 32, 5. — Кобелева Т. П. (1969). Флористические находки в Усть-Куломском районе Коми АССР. Изв. Коми фил. ВГО СССР, 2, 2 (12). — Лащенкова А. Н. (1965). О флоре скальных обнажений долины реки Мезенской Пижмы. Бот. ж., 50, 3. — Лащенкова А. Н. (1970). Заметка о флоре бассейна верхней Мезени. Изв. Коми фил. ВГО СССР, 2, 3 (13). — Мартыненко В. А. (1976). Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые (Орхидные). В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР, 2. Л., Наука. — Майр Э. (1968). Зоологический вид и эволюция. М., Мир. — Майр Э. (1974). Популяции, виды и эволюция. М., Мир. — Мирошниченко Е. Я., Аврасина И. В. (1975). Кариологический полиморфизм сибирских биотипов мятлика лугового *Poa pratensis* L. Генетика, 11, 3. — Определитель высших растений Коми АССР. (1962). М.; Л., Изд. АН СССР. — Орлова Н. И. (1954). Сем. Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. В кн.: Флора Мурманской области, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Раменская М. Л. (1960). Определитель высших растений Карелии. Петрозаводск, Гос. изд. КАССР. — Смольянинова Л. А. (1976). Сем. *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые. В кн.: Флора европейской части СССР, 2. Л., Наука. — Фодор С. С. (1974). Флора Закарпаття. Львів, Вища школа. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Юдин Ю. П. (1954). Некоторые реликтовые виды растений в Коми АССР. Изв. Коми фил. Геогр. общ. СССР, 2. — Юдин Ю. П. (1963). Реликтовая флора известняков северо-востока европейской части СССР. В кн.: Материалы по истории флоры и растит. СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Gadella Th. W. J. (1977). Cytotaxonomic studies in *Stellaria graminea* L. in the Netherlands. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., 3. — Groll M. (1965). Fruchtansatz, Bestäubung und Merkmalsanalyse bei diploiden und polyploiden Sippen von *Dactylorchis* (*Orchis*) und *Gymnadenia conopsea.* Österr. Bot. Zeitschr., 112, 5. — Hagerup O. (1944). On fertilization, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. sen. l. Dansk Bot. Ark., 11, 5. — Heslop-Harrison J. (1951). A comparison of some swedish and british forms of *Orchis maculata* L. s. l. Svensk Bot. Tidskr., 45, 4. — Heywood V. H. (1963). The species «aggregate» in theory and practice. Reg. Veg., 27. — Kliphuis E. (1963). Cytological observations in relation to the taxonomy of the orchids of the Netherlands. Acta Bot. Neerl., 12, 2. — Maude P. F. (1939). The Merton catalogue. A list of the chromosome numbers of species of British flowering plants. New Phytol., 38, 1. — Soó R. (1960). Synopsis generis *Dactylorhiza* (*Dactylorchis*). Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 3. — Soó R. (1969). A short survey of the orchids of the Soviet Union. Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 11. — Stephenson T., Stephenson T. A. (1921). The form of *Orchis maculata.* J. Bot. (London), 59. — Vermeulen P. (1938). Chromosomes in *Orchis.* Chron. Bot., 4. — Vermeulen P. (1947). Studies on Dactylorchids. Utrecht. — Vöth W., Greilhuber J. (1980). Zur Karyosystematik von *Dactylorhiza maculata* s. l. und ihrer Verbreitung, insbesondere in Niederösterreich. Linzer Biol. Beitr., 12, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 V 1981.

SUMMARY

A group of taxa of *Dactylorhiza maculata* s. l. is arranged into diploid and tetraploid series. Diploid and tetraploid taxa of the similar distribution substitute each other in different habitats because of their different ecology. Parallelism is observed in the formation of the species of diploid and tetraploid series, therefore they are sometimes difficult to distinguish. The taxa of the same level of ploidy are morphologically and geographically isolated, but in the places of contacts they hybridize forming the zone of introgression. The hybrids of the species belonging to the different levels of ploidy are completely sterile. All the taxa are united into single species — aggregation — *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, including *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *D. meyeri* (Reichenb. f.) Aver., *D. psychrophila* (Schlehter) Aver., chromosome number 2n=40, and *D. maculata* (L.) Soó s. str., *D. elodes* (Griseb.) Aver., *D. sudetica* (Poch ex Reichenb.) Aver., *D. ericetorum* (Linton) Aver., *D. transsilvanica* (Schur.) Aver., chromosome number 2n=80. The key for identification of these taxa, short diagnoses, synonymy, distribution, ecology and chromosome numbers are given. The hybrid *Dactylorhiza* × *komiensis* Aver. (=*D. maculata* × *D. meyeri*) is described.

The diploid races are ancestral for the tetraploid ones. The latter have apparently originated on the basis of the diploids and distributed widely only during the late Holocene.

Possible formation of polyploid and aneuploid forms in the populations of *D.* aggr. *maculata* as a result of mitotic and meiotic anomalies and disturbances in the fertilization process is noted. These forms are very rare and are not connected with the taxonomic differentiation of *D. aggr. maculata.*

СООБЩЕНИЯ

УДК 58.006 (470.23) : 93/99

Е. Г. Бобров

ИЗ ИСТОРИИ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ ПЕТЕРБУРГА

E. G. BOBROV. FROM THE HISTORY OF PETERSBURG BOTANICAL GARDENS

Выяснено, что так называемый Орловский сад, который существовал в Петербурге в начале XIX в., находился на территории нынешнего Елагина острова. Разъяснено происхождение некоторых «реликтовых» видов, произрастающих на западе Ленинградской обл. Доказано, что они были занесены туда в XVIII—XIX вв. при устройстве дворцовых садов и парков.

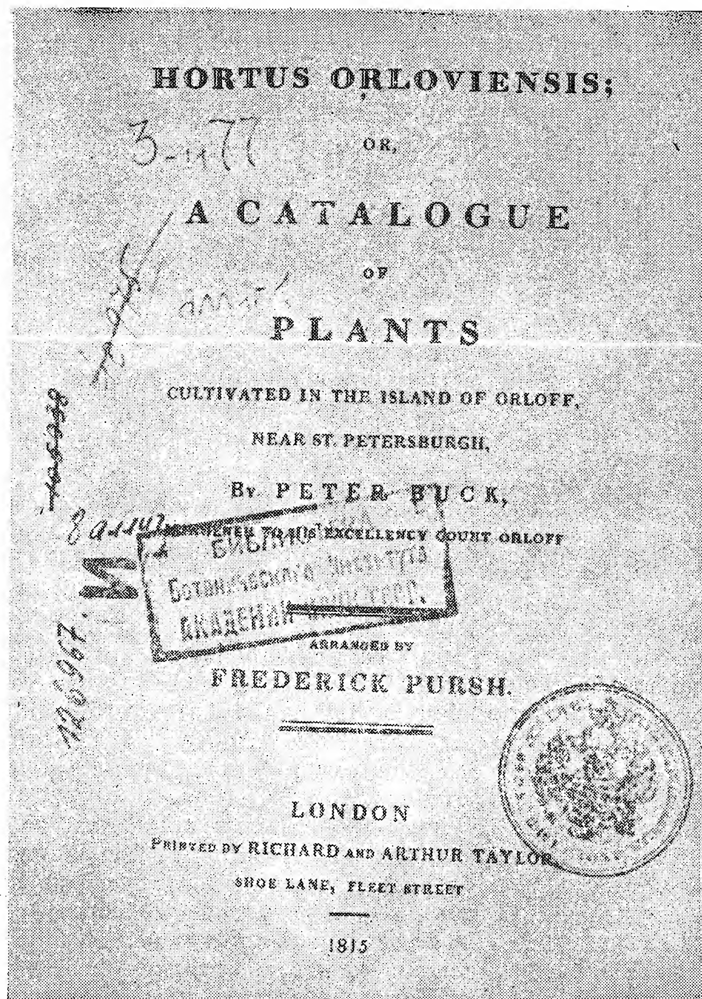
Много лет назад я обратил внимание на книжку, изданную в Лондоне под названием «Hortus Orloviensis; or, a catalogue of plants cultivated in the island of Orloff, near St. Petersburgh, by Peter Buck, gardener to his excellency count Orloff. Arranged by Frederick Pursh» (London: 1815) (Орловский сад или каталог растений, выращиваемых на Орловском острове близ С.-Петербурга Петером Буком,[1] садовником у его превосходительства графа Орлова. Подготовлено Фредериком Пуршем. Лондон. 1815).

«Орловский сад» Бюка—Пурша — небольшая книжечка, набранная петитом в два столбца с предисловием на семи страницах, подписанным Ф. Пуршем. Самое важное для нас в предисловии — указание на то, что сад возник в 1809 г. Здесь же описаны разные типы почв, перечислены 10 сортов садовой земли, для каждого из которых указаны условные сокращения в каталоге видов; в нем же показаны также условными значками характер местообитаний видов и обозначения однолетников, двулетников, многолетников и древесно-кустарниковых видов, для каждого вида указана родина. Каталог видов занимает 70 страниц. Книжка заканчивается коротеньким перечнем синонимов. Число видов, перечисленных в каталоге, превышает 4 тыс.

В названии книги почти все загадочно — и сад, и сам остров, и местоположение его близ столицы. Казалось, никто и в прошлом не знал у нас о таком острове близ Петербурга и об Орловском саде, очень богатом по сравнению с другими ботаническими садами столицы. Никто и теперь не знает, где находился Орловский остров, его не было на картах того времени, его не знают и в наши дни даже в официальных учреждениях города, его не упоминают в литературных источниках по истории Петербурга.

Весьма интересно сравнить перечень растений Орловского сада с каталогами других садов Петербурга того времени. По В. И. Липскому (1913), в «Каталоге растений медико-ботанического Петербургского сада на Аптекарском острове», напечатанном в 1796 г., было перечислено всего 1580 видов растений. Этот каталог, как считает Липский, очень сходен с тем, который составил для этого сада М. М. Тереховский в 1793 г. и который был помещен Липским на с. 211—217 его сочинения. Сличив перечни видов в каталогах Тереховского и Бюка, мы легко убедились в том, что они во многом совпадают. Из этого можно заключить, что оба сада вели широкий обмен растениями. Можно предположить также, что Орловский сад обменивался и с Ботаническим садом Академии наук, который находился тогда на Фонтанке, против нынешнего Технологиче-

[1] Фамилию Бюка писали по-разному. Он ее писал Bueck, у Пурша, а вслед за ним и у Литвинова мы встречаем Buck, русское же написание этой фамилии у Литвинова — Бук, у Липшица, что совершенно правильно, — Бюк.


HORTUS ORLOVIENSIS;

OR,

A CATALOGUE

OF

PLANTS

CULTIVATED IN THE ISLAND OF ORLOFF,

NEAR ST. PETERSBURGH,

BY PETER BUCK,

... EXCELLENCY COUNT ORLOFF

ARRANGED BY

FREDERICK PURSH.

LONDON

PRINTED BY RICHARD AND ARTHUR TAYLOR,

SHOE LANE, FLEET STREET

1815

ского института. В его каталоге за 1811 г. перечислено 2236 видов растений (Бобров, 1957). Позднее мы выяснили, что Орловский сад вел обмен и с Ботаническим садом в Павловске.

Из сопоставленных цифр, характеризующих богатство трех садов, видно, что Орловский сад был самым богатым. Если вспомнить, что он был основан в 1809 г., то невозможно представить себе, что за 6 лет число выращиваемых здесь видов могло превысить 4 тыс. Следует предположить, что очень значительную часть видов, содержащихся в каталоге Бюка, составляли растения, которые были выращены еще до него в оранжереях сада.

Неизвестным был и составитель каталога Петер Бюк. Знакома была лишь фамилия Ф. Пурша, подготовившего каталог и написавшего к нему маленькое предисловие. [2]

Проще всего было предположить, что Орловский остров и сад находились в пригородах столицы, где уже в первой четверти XVIII в. началось строительство загородных дворцов с разбивкой около них парков и созданием садов, иногда очень богатых и даже называвшихся ботаническими. Это были ставшие знаменитыми по их выдающимся архитектурным достоинствам дворцы и великолепные парки, принадлежавшие царской семье и богатейшим вельможам. Из них следует назвать следующие дворцово-парковые комплексы: в приморской полосе — Стрельна, Петергоф, Ораниенбаум; на краю силурийского уступа —

[2] Frederick Pursh — английский ботаник немецкого происхождения, написавший двухтомную «Флору Северной Америки», дважды напечатанную — в 1814 и в 1816 гг.

Царское Село и Павловск; на Ижорской возвышенности (Дужников, 1972) — Ропша, Гатчина, Тайцы, Елизаветино, Гостилицы.

В первой группе из названных комплексов наше внимание привлекла Стрельна, в которой были Орловский парк и Орловское озеро. Было выяснено, однако, что возникновение этих названий относится к середине XIX в. и они были связаны с именем нового владельца части Стрельны — князя А. Орлова.

Имя представителя совершенно другой семьи графов Орловых, Григория Григорьевича, было связано с ропшинским и гатчинским дворцами и парками с 1764 г. В Ропше еще при Елизавете был создан обширный парк с великолепными цветниками, прудами и оранжереями, но все они пришли в запустение в период до 1795 г. В Гатчине в 1772 г. Г. Г. Орлов начал обширные парковые работы, поручив их английскому садоводу Джону Бушу. В 1792—1793 гг. уже при садоводе Я. Таккете здесь был разбит ботанический сад, построены оранжереи и начато создание коллекции растений, включившей более 1 тыс. видов, среди которых было много лекарственных растений. Общая площадь гатчинских парков превышала 700 га. Но ни в Гатчине, ни в Ропше не было ни Орловского острова, ни одноименного сада. Не было их также и в Царском Селе и Павловске. К счастью, сведения об Орловском саде сохранились в ботанической литературе. В известной библиографии по флоре Сибири Д. И. Литвинова (1909) есть упоминание об интересующей нас английской книжке П. Бюка. Литвинов, видимо, не стремился узнать, что значит эпитет «Орловский» у названия сада, и поэтому поставил его в кавычки. Его интересовали лишь сибирские растения каталога и их происхождение. Он отмечает (с. 22), что «каталог этот по разъяснении его происхождения, вероятно, получит некоторую научную ценность». Благодаря Литвинову каталог видов Орловского сада попал в ботаническую библиографию С. Ю. Липшица (1947 : 9), где он помещен под фамилией П. Бюка.

Самую важную информацию об Орловском саде содержит работа Липского (1913) по истории Петербургского ботанического сада. Хотя Липский уделил Орловскому саду всего шесть строк в своем трехтомном сочинении, он сказал об этом саде все самое главное.

Ее автор знал о книжке Бюка—Пурша. Более того, он знал и о другой книжке Бюка с более ранним описанием этого сада. Последняя была напечатана в 1811 или в самом начале 1812 г. (выходные данные отсутствуют). Текст ее составляет алфавитный перечень латинских названий растений, число которых почти 3 тыс. В книжке нет ни предисловия, ни примечаний. На обложке напечатано: «Nomina plantarum per annum MDCCCXI in Horto illustrissimi comitis Gregorii Wolodimiridis Orlovii cultarum cura P. Bueckii» (Названия растений, выращиваемых в 1811 г. в саду светлейшего графа Григория Владимировича Орлова заботой П. Бюка).

В перечне видов сада, принадлежавшего этому Орлову (1777—1824), находится множество травянистых растений, немало отечественных и интродуцированных древесных и кустарниковых пород, уже тогда известных в садово-парковой практике, а также много представителей флоры субтропических и тропических стран, способных зимовать на севере в оранжереях и теплицах. Из последних можно назвать виды родов *Acacia*, *Agave*, *Aloë*, *Alstroemeria*, *Aucuba*, *Begonia*, *Bromelia*, *Ceratonia*, *Cercis*, *Citrus*, *Coffea*, *Cupressus*, *Cycas*, *Erica*, *Ficus*; в списке есть также более 40 видов рода *Mesembryanthemum*, 19 видов рода *Passiflora*, несколько видов пальм, бананы и др. Мы видим, что коллекция была очень значительной и поэтому сад графа Орлова с полным основанием можно считать ботаническим.

Для нас в высшей степени интересно личное свидетельство об Орловском саде Ф. Б. Фишера (1836: 459), директора Императорского Петербургского ботанического сада на Аптекарском острове. В статье «Ботанический сад» он писал: «покойный граф Г. В. Орлов имел также значительную коллекцию растений на Елагином острове в СПб, которая по большей части и теперь сохраняется». Липский (1913 : 296) повторил часть текста статьи с этой справкой. Статья Фишера неоспоримо свидетельствует о том, что Орловский сад находился на Елагином острове Петербурга и принадлежал Г. В. Орлову. Из статьи явствует, что через 10 лет после смерти владельца в саду еще сохранялась зна-

чительная коллекция растений. Правда, Фишер не называет сад Орловским, как не называет этим именем и Елагин остров. Вероятно, в Петербурге их так не называли во времена Фишера, а, может быть, не называли их так и раньше. Следует, однако, обратиться к известным в литературе названиям Елагина острова. Шведское, допетровское название острова — Мистула; с основания Петербурга остров стали называть Мишин, что было по преданию связано с тем, что еще в 1703 г. солдаты Петра I встретили на острове медведя. Потом остров назывался или Мишиным, или Шафировым, затем Ягужинским (по имени владельцев — сподвижников Петра). У сына Ягужинского остров купил сенатор А. П. Мельгунов. В конце 70-х годов он был продан гофмаршалу И. П. Елагину. При Елагине остров называли одно время Лисьим Носом.

К тому времени, когда островом стал владеть Елагин, относится очень интересная справка, которая принадлежит академику И. И. Георги (Georgi I. G.), известному ботанику последней трети XVIII в. Георги (1794 : 154) сообщил, что Елагин построил на острове обширный двухэтажный усадебный дом, «огород и сад с прекрасною оранжереею и мраморными бюстами; зимний сад в деревянном теплом зале длиною 30, а шириною в 8 сажен, подобный во всем в Таврическом дворце находящемся зимнему саду».

В 1796 г., после смерти Елагина, его владение перешло к родственнице, а у нее вскоре было куплено графом Г. В. Орловым. Отец этого Орлова, Владимир Григорьевич, в 1766—1775 гг. занимал скромный пост директора Императорской Академии наук. Г. В. Орлов вначале заботился о поддержании своего нового имения. Затем, видимо, он стал интересоваться им меньше, так как подолгу жил за границей. Г. В. Орлов владел островом до начала 1817 г., когда, как сообщил об этом Иван Пушкарев (1839 : 362), «22 февраля 1817 года Елагин остров со всеми каменными строениями, оранжереями и садом куплен был Императорским кабинетом от графа Орлова за 350 000 руб.». Через год сюда был приглашен архитектор К. И. Росси, который быстро начал строительные работы, перестроив дом Елагина в великолепное дворцовое здание. Были также перестроены на старой основе оранжереи, воздвигнуты новые постройки. Росси пригласил для устройства парка садового архитектора Джозефа Буша, отец которого, Джон Буш, ранее работал в Гатчине и в Павловском парке. Создание нового дворцового комплекса и устройство парка на всей площади острова закончились в 1822 г. Так начался новый период в истории Елагина острова.

Таким образом, нам удалось установить, что Орловский остров, о котором идет речь в книге Бюка—Пурша, — это нынешний Елагин остров, и Орловский сад назван по имени Г. В. Орлова.

Сказанным можно было бы и ограничиться, если бы изложенное нами имело только исторический интерес. Дело в том, что создание в окрестностях столицы более десятка дворцово-парковых комплексов, начатое более двух веков назад, является удивительным по размаху опытом интродукционной работы, до сего времени не оцененным. Можно, конечно, пренебречь самым ранним периодом начальной интродукционной работы — завозом для посадки небольших деревьев в новорожденную столицу по приказу Петра I, но следует принять во внимание, что парковое строительство в окрестностях Петербурга началось уже в первой четверти XVIII в.: в Петергофе в 1711 г., в Ораниенбауме — в 1714 г., в Царском Селе — в 1713—1715 гг., в Стрельне — в 1716 г., в Ропше — в 1725 г. Разбивались и строились и цветочные партеры, и различные цветники со множеством цветочно-декоративных травянистых растений. Со всем этим было связано распространение большого числа травянистых растений, способных в некоторых случаях расселяться за пределы садов и даже дичать. Именно так объясняли лет 60 тому назад студентам университета находки *Telekia speciosa* (Schreb.) Baumg. и *Aquilegia vulgaris* L. s. l. в окрестностях Петергофской биологической станции.

С расширением флористических исследований в Ленинградской обл. число видов таких растений увеличилось и вскоре превысило десяток. Были неоднократно собраны *Acorus calamus* L., *Colchicum autumnale* L., *Sisyrinchium angustifolium* Mill. и др. Каждая находка вызывала большой интерес и укрепляла предположение об естественном распространении некоторых из этих видов в западных районах Ленинградской обл. Эти растения стали включать в раз-

ного рода флористические списки и сводки, принимая их за «граждан» ленинградской флоры.

В самое последнее время число таких растений достигло двух десятков. Наиболее полный перечень их был опубликован недавно А. О. Хааре (1979). Он перечислил 15 видов растений только с окраины Гатчины. Хааре связал распространение некоторых из них на Ижорской возвышенности с событиями голоценового времени и рассматривал эти виды как реликтовые. Мы полагаем, что объяснить это следует иначе, более просто и даже можно дать документальное доказательство их истинного происхождения.

В работе И. А. Вейнмана (Weinmann, 1824) «Индекс растений Императорского Павловского сада и Петербургской области» приведены как культурные следующие (в большинстве среднеевропейские) виды: *Acorus calamus*, *Aquilegia vulgaris* s. l., *Colchicum autumnale*, *Cirsium rivulare* (Jacq.) All., *Poterium sanguisorba* L., *Primula elatior* (L.) Hill, *Ranunculus montanus* Willd., *Sisyrinchium angustifolium* (под названием *S. bermudiana* L.), *Telekia speciosa* (под названием *Inula caucasica* Pers. и *Buphtalmum cordifolium* Waldst. et Kit.); для каждого из них указана родина.

В этой обширной работе в едином списке перечислены как культивируемые в Павловске виды, так и виды местные, дикорастущие. Скептически настроенные читатели могут заметить, что вышеперечисленные 9 видов, ныне считающиеся произрастающими естественно, таковыми были и в 1824 г. Сразу же укажем им на то, что в другой работе Вейнмана (Weinmann, 1837) «Перечень растений, дико произрастающих в Петербургской области» ни один из этих видов даже не упомянут, т. е. все они, как это отлично знал автор, [3] не были «дико произрастающими». Более того, в предисловии к книге 1824 г. Вейнман указал на то, что владелец Павловска Павел I приказал в 1794 г. создать в своей резиденции сад из растений, которые следовало взять из Гатчины. Известно, что Ботанический сад в Гатчине начали создавать в 1792—1793 гг. при английском садоводе Я. Таккете.

Сказанным исчерпывается вопрос о действительном происхождении многих среднеевропейских видов, включенных Хааре в список реликтовых.[4]

Выяснение истории этих растений нетрудно продолжить и далее. Известно, что Вейнман был приглашен в Россию из Вены на должность ботанического садовника в 1804 г. в Юрьев (Дерпт) при учреждении Университета. Он работал там по устройству университетского Ботанического сада до приглашения на его место профессора К. Ф. Ледебура. Вейнман перешел в 1811 г. на должность ботанического садовника в Гатчину, а в 1813 г. — в Павловск, в Юрьеве он оставил молодой ботанический сад и дал полное его описание, которое и опубликовал (Вейнман, 1810) под названием «Ботанический сад императорского университета в Дерпте в 1810 г.».

Из видов, знакомых нам по Павловскому саду времен Вейнмана и отмеченных на окраине Гатчины в наши дни, в перечне растений Юрьевского ботанического сада Вейнманом названы следующие: *Acorus calamus*, *Aquilegia vulgaris* s. l., *Colchicum autumnale*, *Carex davalliana* Smith, *Poterium sanguisorba*, *Phyteuma spicatum* L., *Sisyrinchium bermudiana*, *Telekia speciosa*. Можно предположить, что эти растения Вейнман перевез из Юрьева в Гатчину, а потом и в Павловск. Семена этих растений он, видимо, доставил в 1804 г. из Вены, откуда приехал на работу в Юрьев. Об этом он сообщил в предисловии к работе 1810 г., заметив, что при выезде из Вены в Россию он получил в подарок от Розенталя, садовника Андрея Разумовского (русского посла в Вене), семена нескольких сот видов. Здесь уместно заметить, что почти все интересующие нас виды помещены в каталоге растений Горенского ботанического сада (Fischer, 1812). Из Горенского сада, как это видно из того же предисловия, Вейнман получал для Дерпта не только семена, но и живые растения.

---

[3] Вейнман, как он об этом пишет в предисловии к своей книге, 22 года занимался изучением петербургской флоры. Здесь уместно заметить, что Вейнман был очень видным ботаником того времени, членом-корреспондентом Академии наук. Очень важная справка об его деятельности написана К. А. Комарницким и С. Ю. Липшицем (Липшиц, 1947, 2 : 77—79).

[4] Следует заметить, что совсем недавно Н. Н. Цвелев (1979) высказал предположение о том, что они были интродуцированы.

Такова действительная история ленинградских реликтов. Рассматривая перечень этих видов, нельзя не обратить внимание на то, что он очень невелик — в него входит немногим более десятка видов. Нельзя не заметить при этом, что даже в обстановке нарушенного покрова эффект интродукции травянистых растений, неспособных сделаться сорными, ничтожен. В связи со сказанным возникает вопрос: сколько же видов древесных и кустарниковых пород, интродукция которых началась два-два с половиной столетия назад, оказались способными выдержать длительное испытание и удержаться в парках ленинградских пригородов? Ближайшая задача дендрологов-интродукторов ответить на этот вопрос.

ЛИТЕРАТУРА

Б о б р о в Е. Г. (1957). Сад в Горенках и последние годы сада Академии Наук. В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л., Изд. АН СССР. — Г е о р г и И. Г. (1794). Описание российско-императорского столичного города Санкт-Петербурга и достопримечательностей в окрестностях оного. В Санкт-Петербурге. — Д у ж н и к о в Ю. А. (1972). По Ижорской возвышенности. Л., Лениздат. — Л и п с к и й В. И. (1913). Имп. С.-Петербургский ботанический сад. СПб. — Л и п ш и ц С. Ю. (1947). Словарь «Русские ботаники», 2. М., Изд. МОИП. — Л и т в и н о в Д. И. (1909). Библиография флоры Сибири. СПб. — П у ш к а р е в Иван (1839). Описание Санктпетербурга и уездных городов С.-Петербургской губернии. СПб. — С т о л п я н с к и й П. Н. (1918). Петербург, как возник, основался и рос Санкт-Питербурх. Петроград. — Ф и ш е р Ф. Б. (1836). Ботанический сад. В кн.: Энциклопедический лексикон Плюшара, 6. СПб. — Х а а р е А. О. (1979). Новое нахождение реликтовых видов в Ленинградской области. Нов. сист. высш. раст., 15. — Ц в е л е в Н. Н. (1979). О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР. Нов. сист. высш. раст., 16. — B u e c k P. (1811). Nomina plantarum per annum MDCCCXI in Horto illustrissimi comitis Gregorii Wolodimiridis Orlovii cultarum cura P. Bueckii. Petropoli. — B u e c k P. (1815). Hortus Orloviensis or a catalogue of plants cultivated in the island of Orloff, near St. Petersburgh by Peter Buck, gardener, to his excellency count Orloff. Arranged by Frederick Pursh. London. — F i s c h e r F. L. (1812). Catalogue du jardin des plantes de son excellence monsieur le comte Alexis de Razoumoffsky à Gorenki. Moscou. — W e i n m a n n I. A. (1810). Der Botanische Garten der kaiserl. Universität zu Dorpat im Jahre 1810. Dorpat. — W e i n m a n n I. A. (1824). Elenchus plantarum Horti Imperialis Pawlowsciensis et agri Petropolitani. Petropoli. — W e i n m a n n I. A. (1837). Enumeratio stirpium in agro Petropolitano sponte crescentium. Petropoli.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1981.

УДК 581.821.1 : 581.192.7

Е. М. Ильяшук

СОДЕРЖАНИЕ КРАХМАЛА В ЗАМЫКАЮЩИХ КЛЕТКАХ УСТЬИЦ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ВЛИЯНИЕ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ НА УСТЬИЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ

E. M. I L Y A S H U K. STARCH CONTENTS IN THE STOMATAL GUARD CELLS IN SOME PLANT SPECIES AND THE INFLUENCE OF THE ABSCISIC ACID UPON THE STOMATAL MOVEMENT

Исследовали гистохимическим методом содержание крахмала и калия в устьичных клетках растений различных видов. Показано, что вопреки существующим данным у *Iris germanica*, *Gladiolus hybridus* hort., *Hippeastrum hybridum* hort. замыкающие клетки устьиц содержат крахмал. Наблюдали обычную реакцию устьиц (увеличение листового диффузионного сопротивления) на действие абсцизовой кислоты (АБК) в концентрации 10^{-4} *М* у *Iris germanica*, *Hippeastrum hybridum* hort., *Tulipa hybrida* hort, *Hemerocallis fulva*, *Taraxacum officinale*. У *Beta vulgaris* уменьшение щели устьиц в результате обработки АБК сопровождалось увеличением содержания крахмала в замыкающих клетках. Показано, что у *Convallaria majalis*, *Hippeastrum hybridum* hort., *Iris germanica* большое количество калия сосредоточено в антиклинальных стенках эпидермальных клеток, расположенных возле замыкающих клеток.

Было показано (Mittelheuser, van Steveninck, 1969; Jones, Mansfield, 1970; Cummins et al., 1971; Tucker, Mansfield, 1971), что абсцизовая кислота (АБК) индуцирует частичное или полное закрывание ранее открытых устьиц, а также препятствует открыванию устьиц при смене темноты светом. Сужение устьичной щели при этом сопровождается уменьшением накопления калия в замыкающих клетках (ЗК) (Mansfield, Jones, 1971; Horton, Moran, 1972) и увеличением количества крахмала в хлоропластах ЗК (Mansfield, Jones, 1971). Открывание устьиц у многих видов растений сопряжено с уменьшением количества крахмала в ЗК (Mouravieff, 1972). Исходя из данных M. Chrispeels и J. Varner (1966) о влиянии АБК на синтез α-амилазы, T. Mansfield и R. Jones (1971) предположили, что АБК действует на устьица путем подавления α-амилазной активности в ЗК и ингибирования тем самым необходимого для устьичного открывания гидролиза крахмала. В связи с данной гипотезой интересно было бы испытать влияние АБК на устьичный аппарат растений, не имеющих крахмала в ЗК. Сведения о существовании подобных растений приводятся в работах H. Wanner (1958), H. Schnabl, H. Ziegler (1975), Schnabl (1977) и др. Кроме того, известно, что у некоторых видов основной формой запасных углеводов является не крахмал, а иные полисахариды. Так, у *Taraxacum officinale* в корне накапливается инулин (Weber, 1958), поэтому можно было предположить, что и в ЗК *T. officinale* крахмал отсутствует.

Настоящая работа была предпринята с целью проверки реакции на АБК устьичного аппарата растений, предположительно не имеющих крахмала в ЗК. Одновременно изучали влияние АБК на содержание крахмала и калия в устьицах листьев *Beta vulgaris* — растения, у которого наблюдается четкая реакция устьичного аппарата на экзогенную АБК (Kriedemann et al., 1972).

Объекты и методика исследования

Основными объектами исследования были тюльпан садовый *Tulipa hybrida* hort., лилейник буро-желтый *Hemerocallis fulva*, ирис садовый *Iris germanica*, гиппеаструм садовый *Hippeastrum hybridum* hort., одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale*, сахарная свекла *Beta vulgaris*. Кроме того, исследовали ландыш майский *Convallaria majalis* и гладиолус садовый *Gladiolus hybridus* hort. *Hippeastrum hybridum* hort. выращивали в комнатных условиях в почвенной культуре. Сахарная свекла сорта Р-06 росла в вегетационных сосудах, вмещающих 15 кг почвы, влажность почвы поддерживали на уровне 70% от полной влагоемкости. В сосуд вносили дозу питательной смеси для сахарной свеклы, предложенную Всесоюзным научно-исследовательским институтом сахарной свеклы. Остальные растения находились в неконтролируемых условиях открытого грунта.

Использовали раствор АБК в концентрации 10^{-4} *M* в 1%-м растворе диметилсульфоксида (ДМСО), контрольным был 1%-й раствор ДМСО. Листья нижним концом листовой пластинки или черешка, если он был, погружали в испытуемые растворы, к листу прикрепляли камеру (Гуляев, 1976а), создающую над площадью в 20 см^2 контролируемые температуры, освещенность и газовый состав, и измеряли диффузионные сопротивления для паров воды абаксиальной стороны листа. После проведения опыта лист вынимали из камеры, брали высечки листовых пластинок, помещали их на воду абаксиальной эпидермой вверх (за исключением *Iris germanica*) в атмосферу без CO_2 при освещенности 130 Вт/м^2 для открывания устьиц или в темноту в обычный атмосферный воздух для закрывания их и через 3 ч отделяли абаксиальную эпидерму. В отделенной эпидерме проверяли под микроскопом фактическое состояние устьичной щели, отбраковывая кусочки эпидермы с нефункционирующими устьицами, и гистохимически определяли крахмал, обрабатывая I в KI, и калий — по C. Willmer и T. Mansfield (1970). Для опытов брали листья, завершившие рост. Диффузионные сопротивления определяли в 3-кратной повторности, для гистохимического окрашивания использовали высечки не менее чем 10 листьев для каждого вида растений.

Результаты исследования

Измеренные величины листовых диффузионных сопротивлений приведены в таблице. У *Tulipa hybrida* hort. в опыте 10 июня наблюдали обычную реакцию устьичного аппарата на CO_2 и темноту, а именно — листовое сопротивление при наличии CO_2 в воздухе было выше, чем в атмосфере без CO_2, темнота вызывала увеличение сопротивления. АБК увеличивала сопротивление листа как в отсутствие, так и при наличии CO_2 в воздухе. В опыте, проведенном 19 июня, листья *T. hybrida* hort. имели низкое и почти не изменяющееся от CO_2 и темноты сопротивление, при введении в лист АБК наблюдали тенденцию к его увеличению, хотя уровни сопротивлений оставались низкими.

Влияние абсцизовой кислоты (АБК) на диффузионное сопротивление абаксиальной стороны листа R_L, с·см$^{-1}$

Вид	Дата опыта	Свет				Темнота	
		0% CO_2		0.03% CO_2		0.03% CO_2	
		контроль	АБК	контроль	АБК	контроль	АБК
Tulipa hybrida hort.	10 VI	4.16	7.30	6.65	9.02	8.58	—
	19 VI	1.63	2.16	1.59	2.44	1.86	2.22
Taraxacum officinale	20 VI	—	—	8.40	13.86	—	—
Iris germanica	6 VII	5.25	76.57	10.90	—	118.58	—
Hippeastrum hybridum hort.	24 VIII	27.37	49.07	81.63	87.36	137.00	229.00
Hemerccallis fulva	24 VIII	16.09	36.10	24.97	43.53	49.20	124.80

Примечание. Освещенность 130 Вт/м², $t = 25°$ С. Черешки или основания пластинок находились в 1%-м растворе диметилсульфоксида — контроль. Использована АБК в концентрации 10^{-4} *М*.

У *Hippeastrum hybridum* hort. и *Hemerocallis fulva* обработка АБК сопровождалась значительным увеличением листового сопротивления на свету, особенно в атмосфере без CO_2, и в темноте. У *Taraxacum officinale* влияние АБК на сопротивление листьев было испытано лишь на свету в атмосфере обычного воздуха (0.03% CO_2), у *Iris germanica* — в воздухе без CO_2. У обоих растений листовые сопротивления значительно возрастали после обработки АБК.

У всех испытанных видов растений обнаружено наличие крахмала в ЗК (рис. 1, *1—7* — см. вклейку). Очень высоким его содержанием характеризуется устьичный аппарат *Hippeastrum hybridum* hort. (рис. 1, *3*, *6*). Высокий уровень крахмала имеет место в ЗК *Tulipa hybrida* hort., *Iris germanica*, *Convallaria majalis* (рис. 1, *1*, *2*, *4*). У *Tulipa hybrida* hort., *Convallaria*, *Hemerocallis fulva*, *Ipis germanica* крахмал обнаруживается в ЗК не только в темноте, но и на свету. У *Taraxacum officinale* содержание крахмала в устьичных клетках невелико, но у растений данного вида даже на свету наблюдали потемнение отдельных хлоропластов (рис. 1, *5*). Небольшое количество крахмала обнаружено в ЗК *Gladiolus hybridus* hort. и довольно значительное — у *Hemerocallis fulva*.

Всем исследованным видам растений свойственны увеличение содержания калия в ЗК при открывании устьиц и уменьшение его в ЗК после закрывания устьиц (рис. 2, *1—4* — см. вклейку). У *Hippeastrum hubridum* hort., *Convallaria majalis*, *Iris germanica* основные запасы калия в эпидерме сосредоточены в клеточных стенках собственно эпидермальных клеток (рис. 2, *1*, *3*, *5*, *6*); на рисунке видно, что у данных растений в тех частях антиклинальных стенок эпидермальных клеток, которые примыкают к ЗК, даже при открытой устьичной щели содержится больше калия, чем в отдаленных от устьиц участках стенок. При выдерживании высечек листьев *Convallaria majalis*, *Hippeastrum hybridum* hort. на 10 м*М* растворе KCl в темноте эти области клеточных стенок сильнее поглощали калий, чем отдаленные от ЗК участки.

Влияние АБК на уровни крахмала и калия в ЗК исследовано нами на сахарной свекле. В ЗК листьев этого растения содержание крахмала значительно увеличивалось при обработке АБК (рис. 3, *1*, *2* — см. вклейку). На рис. 3, *3*, *4*

видно, что в ЗК листьев на свету в атмосфере без CO_2 в варианте с АБК калия содержится меньше, чем в контроле. Ширина устьичной щели при этом в контроле составляла 2.9, после обработки АБК — 1.1 мкм.

Обсуждение результатов

Одна из гипотез (Mansfield, Jones, 1971), объясняющих причину ингибирования АБК открывания устьиц, основывалась на явлении подавления в зерновках ячменя в присутствии АБК α-амилазной активности (Chrispeels, Varner, 1966) и возможном в связи с этим торможением гидролиза крахмала в ЗК. В настоящей работе была сделана попытка найти растения, не имеющие крахмала в ЗК, и проверить реакцию их устьичного аппарата на АБК. Предпосылкой для поисков таких растений среди лилейных были данные H. Wanner (1958). Schnabl и Ziegler (1975) без ссылок на первоисточники или собственные эксперименты утверждают, что у *Tulipa hybrida* hort., *Iris germanica*, *Gladiolus hybridus* hort. крахмал в ЗК отсутствует. По данным Schnabl (1977), крахмал отсутствует в ЗК и у некоторых представителей амариллисовых. Эти сведения предопределили выбор нами объектов исследования.

Проведенные эксперименты показали, что у всех испытанных видов растений — *Tulipa hybrida* hort., *Hemerocallis fulva*, *Convallaria majalis*, *Hippeastrum hybridum* hort., *Iris germanica*, *Gladiolus hubridus* hort., *Taraxacum officinale* — ЗК листьев содержат крахмал (рис. 1, *1—7*), причем у всех растений, кроме *Taraxacum officinale* и *Gladiolus hybridus* hort., уровень его содержания высок.

Устьица растений всех исследованных видов реагировали на обработку АБК (10^{-4} М) увеличением листовых диффузионных сопротивлений (см. таблицу). Как правило, на свету более сильная реакция наблюдалась в атмосфере, лишенной CO_2. Низкую ответную реакцию *Tulipa hybrida* hort. на обработку АБК в опыте 19 июня можно объяснить тем, что растения находились в неконтролируемых условиях среды и листья могли иметь низкое сопротивление из-за влияния каких-то неучтенных факторов среды. Факты снижения чувствительности устьиц к АБК у растений, обычно имеющих хорошо выраженную реакцию на этот фитогормон, приводятся в некоторых работах (Гуляев, 1976б) и полностью еще не объяснены.

В период выполнения настоящего исследования был опубликован ряд работ, имеющих отношение к изучаемому вопросу. Schnabl и Ziegler (1977) подтвердили результаты электронномикроскопических исследований, проведенных ранее Е. А. Мирославовым (1971) и показавших полное отсутствие крахмала в ЗК устьиц *Allium cepa*. P. Dittrich и K. Raschke (1977) наблюдали образование крахмала в ЗК *Tulipa gesnerana* из глюкозо-1-фосфата. Schnabl с соавторами (1978) установили, что у *Allium cepa* устьица и выделенные из ЗК функционирующие протопласты реагируют на АБК: первые уменьшением устьичной щели, вторые — уменьшением диаметра протопластов. Если на избранных нами объектах не удалось проверить влияние АБК на устьица, лишенные крахмала, в связи с фактическим его наличием в них (вопреки некоторым имеющимся литературным данным), то из сопоставления результатов работ Schnabl, Ziegler (1977) и Schnabl с соавторами (1978) можно сделать определенный вывод о том, что для ответной реакции на действие АБК устьиц листьев *A. cepa* наличие крахмала в ЗК не обязательно. Тем не менее изменение количества крахмала в ЗК после обработки АБК, установленное ранее (Mansfield, Jones, 1971), и наши данные об увеличении содержания крахмала в ЗК листьев сахарной свеклы, выдержанных в течение 5 ч и больше на растворе АБК (10^{-4} М) (рис. 3), свидетельствуют о существовании этого явления.

Какова роль крахмала в устьичном метаболизме?

Для компенсации положительных зарядов K^+, поступающего в ЗК *Vicia faba* при открывании устьиц, в клетках устьиц синтезируются органические кислоты (Pallas Jr., Wright, 1973; Raschke, Humble, 1973), в частности малат (Allaway, 1973). Одним из путей образования малата в устьицах может быть его синтез из глюкозо-1-фосфата (Dittrich, Raschke, 1977), т. е. из продуктов гидролиза крахмала, в чем авторы названной работы и усматривают роль крахмала в движении устьиц.

У *Allium cepa* для компенсации положительных зарядов калия достаточно наличия ионов хлора (Schnabl, Ziegler, 1977) и небольших («затравочных») количеств малата (Schnabl, 1978). На среде с повышенной концентрацией ионов хлора в ЗК у *Vicia faba* формируется меньше малата (Van Kirk, Raschke, 1978). Можно поэтому предположить, что в зависимости от среды выращивания меняется потребность устьиц в количестве малата для их открывания, что в свою очередь может вызывать большую или меньшую степень гидролиза крахмала, имеющегося в ЗК. Не исключено, что эта альтернатива является причиной длительной дискуссии относительно необходимости гидролиза этого полисахарида для устьичных движений. Однако и в настоящее время роль крахмального метаболизма в ЗК выяснена недостаточно. Ионы хлора широко распространены в природе, и если ими можно в значительной степени заменить анионы органических кислот для открывания устьиц (Van Kirk, Raschke, 1978), то становится трудно объяснимым запасание крахмала в ЗК растений самых различных видов, причем часто в больших количествах, сохраняющихся при длительном выдерживании растений в темноте (из мезофильных клеток за этот же период крахмал исчезал) (Pallas, 1964). У *Tulipa hybrida* hort., *Iris germanica*, *Hippeastrum hybridum* hort, *Convallaria majalis* в условиях наших опытов содержание крахмала в ЗК было высоким (рис. 1, *1—4*, *6*, *7*) и довольно значительные количества его оставались даже в ЗК открытых устьиц (рис. 1, *1—4*). Достоверно можно утверждать, что крахмал отсутствует в ЗК только у одного вида (*Allium cepa*) среди многих видов, изученных различными исследователями.

Из данных, приводимых в работе Schnabl с соавторами (1978), видно, что у *Allium cepa*, не имеющего крахмала в ЗК, закрывающий устьица эффект АБК выражен слабее, чем у *Vicia faba* — растения, устьичные клетки которого содержат крахмал. Известно (Glinka, 1973), что в присутствии АБК увеличивается проницаемость клеточных мембран для воды. Можно поэтому предположить, что для максимального проявления действия АБК на устьица необходимо сочетание как непосредственного ее влияния на увеличение проницаемости мембран ЗК, так и влияния данного фитогормона на торможение синтеза малата из крахмала в результате ингибирования гидролиза последнего.

На примере *Allium cepa* (Schnabl, Ziegler, 1977) видно, что могут существовать видовые особенности в метаболизме ЗК, следовательно, нужно подбирать новые модельные объекты для дальнейшего исследования влияния АБК на метаболизм ЗК и выяснения роли крахмала в устьичных движениях.

Проведенные исследования показали, что по калийному режиму устьичных клеток растения всех испытанных нами видов не являются исключением среди широкого набора представителей различных систематических групп (Willmer, Pallas, 1973): в ЗК открытых устьиц (свет, атмосфера без CO_2) калия больше, чем в закрытых (темнота, 0.03% CO_2), что видно на примере *Hippeastrum hybridum* hort. и *Taraxacum officinale* (рис. 2, *1—4*).

Отличительной особенностью *Iris germanica*, *Convallaria majalis*, *Hippeastrum hybridum* hort. является сосредоточение больших количеств калия в стенках собственно эпидермальных клеток, причем калия больше в частях антиклинальных стенок, непосредственно примыкающих к ЗК (рис. 2, *1*, *3*, *5*, *6*). Даже при экспонировании высечек листа на растворе KCl в концентрации 10 м*M* в темноте эти части стенок эпидермальных клеток поглощали калий интенсивнее, чем отдаленные от ЗК участки этих же стенок.

Таким образом, исследования показали, что вопреки существующему в литературе мнению ЗК листьев *Iris germanica*, *Gladiolus hybridus* hort., *Hippeastrum hybridum* hort. не лишены крахмала и это следует учитывать при работе с данными объектами. Все исследованные нами виды, как оказалось, содержат крахмал в ЗК, и реакция их устьиц на АБК обычна — происходит возрастание листовых диффузионных сопротивлений. Устьичные клетки *H. hybridum* hort. могут оказаться удобной моделью для изучения крахмального метаболизма в ЗК, так как отличаются большими размерами и высоким содержанием крахмала. Показано, что у *Iris germanica*, *Convallaria majalis*, *Hippeastrum hybridum* hort. значительная часть калия клеток эпидермы сосредоточена в стенках собственно эпидермальных клеток вблизи ЗК.

Выражаю благодарность профессору A. Lang (Мичиганский университет, США) за любезно предоставленный препарат АБК.

ЛИТЕРАТУРА

Гуляев Б. И. (1976а). Установка для исследования статических и динамических характеристик газообмена листьев. Тр. симп. «Биофизические и системные исследования в лесной биоценологии», Петрозаводск. — Гуляев Б. И. (1976б). Влияние абсцизовой кислоты на устьичные движения и фотосинтез. ДАН УССР, сер. Б, 11. — Мирославов Е. А. (1971). Субмикроскопическая организация замыкающих клеток устьиц. Бот. ж., 56, 4. — Allaway W. G. (1973). Accumulation of malate in guard cells of *Vicia faba* during stomatal opening. Planta, 110, 1. — Chrispeels M. J., Varner J. E. (1966). Inhibition of gibberellic acid induced formation of α-amilase by abscisin. II. Nature, 212, 5066. — Cummins W. R., Kende H., Raschke K. (1971). Specificity and reversibility of the rapid stomatal response to abscisic acid. Planta, 99, 4. — Dittrich P., Raschke K. (1977). Uptake and metabolism of carbohydrates by epidermal tissue. Planta, 134, 1. — Glinka Z. (1973). Abscisic acid effect on root exudation related to increased permeability to water. Pl. Physiol., 51. 1. — Horton R. F., Moran L. (1972). Abscisic acid inhibition of potassium influx into stomatal guard cells. Z. Pflanzenphysiol., 66, 3. — Jones R. J., Mansfield T. A. (1970). Suppression of stomatal opening in leaves treated with abscisic acid. J. Exp. Bot., 21, 68. — Kriedemann P. E., Loveys B. R., Fuller G. L., Leopold A. C. (1972). Abscisic acid and stomatal regulation. Pl. Physiol., 49, 5. — Mansfield T. A., Jones R. J. (1971). Effects of abscisic acid on potassium uptake and starch content of stomatal guard cells. Planta, 101, 2. — Mittelheuser C. J., van Steveninck R. K. H. (1969). Stomatal closure and inhibition of transpiration by (RS)-abscisic acid. Nature, 221, 5177. — Mouravieff I. (1972). Microphotometrie des fluctuations de la teneur en amidon des stomates en présence ou en absence de gas carbonique. Ann. sci. natur. Bot. et biol. végét., 13, 4. — Pallas J. E., Jr. (1964). Guard cell starch retention and accumulation in the dark. Bot. Gaz., 125, 2. — Pallas J. E., Jr., Wright B. G. (1973). Organic acid changes in the epidermis of *Vicia faba* and their implication in stomatal movement. Pl. Physiol., 51, 3. — Raschke K., Humble G. D. (1973). No uptake of anions required by opening stomata of *Vicia faba*: Guard cells release hydrogen ions. Planta, 115, 1. — Schnabl H. (1977). Isolation and identification of soluble polysaccharides in epidermal tissue of *Allium cepa*. Planta, 135, 3. — Schnabl H. (1978). The effect of Cl upon the sensitivity of starch-containing and starch-deficient stomata and guard cell protoplasts towards potassium ions, fusicoccin and abscisic acid. Planta, 144, 1. — Schnabl H., Bornman C. H., Ziegler H. (1978). Studies on isolated starch-deficient *Allium cepa* guard cell protoplasts. Planta, 143, 1. — Schnabl H., Ziegler H. (1975). Über die Wirkung von *Vicia faba*-Epidermen. Z. Pflanzenphysiol., 74, 5. — Schnabl H., Ziegler H. (1977). The mechanism of stomatal movement in *Allium cepa* L. Planta, 136, 1. — Tucker D. J., Mansfield T. A. (1971). A simple bioassay for detecting «antitranspirant» activity of naturally occurring compounds such as abscisic acid. Planta, 98, 2. — Van Kirk C. A., Raschke K. (1978). Presence of chloride reduces malate production in epidermis during stomatal opening. Pl. Physiol., 61, 3. — Wanner H. (1958). Die Speicherung von Kohlenhydraten im Blatt. Handbuch der Pflanzenphysiologie, 6. — Weber H. (1958). Morphologisch-anatomische Grundlagen der Speicherung. Handb. Pflanzenphysiol., 6. — Willmer C. M., Mansfield T. A. (1970). Further observations of cation-stimulated stomatal opening in isolated epidermis. New Phytologist, 69, 3. — Willmer C. M., Pallas J. E. (1973). A survey of stomatal movements and associated potassium fluxes in the plant kingdom. Can. J. Bot., 51, 1.

Институт физиологии растений АН УССР,
Киев.

Получено 12 VII 1979

УДК 582.33 (282.251.1)

Л. А. Косачева

ЗАПАСЫ ФИТОМАССЫ МХОВ В НЕКОТОРЫХ ТИПАХ ЛЕСА СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ

L. A. KOSACHEVA. ACCUMULATION OF MOSS PHYTOMASS IN SOME TYPE OF FOREST OF THE MIDDLE PRIOBYE

Сообщаются результаты учета массы мхов напочвенного покрова и эпифитов четырех лесных ценозов южной тайги Западной Сибири. Приводятся сравнительные данные фитомассы древостоя, подлеска, подроста и травостоя.

Изучение массы мхов проводили на южнотаежном Западно-Сибирском стационаре Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, рас-

положенном в окр. с. Плотниково Бакчарского р-на Томской обл. Территория стационара располагалась в южной части лесной зоны, в среднем течении р. Иксы, она занимала полосу шириной около 15 км от водораздельной линии рек Бакчар—Икса до водораздела Икса—Шегарка. Этот район мало освоен и слабо изучен в природном отношении. Пробные площади были заложены в коренных темнохвойных и производных березовых лесных сообществах.

Определение видового состава и массы мхов — неотделимая часть изучения структуры и общей фитомассы отдельных растительных сообществ. В задачу исследований входил учет фитомассы мохового покрова и эпифитных моховых синузий на четырех пробных площадях. Необходимо также было выявить основные экологические и фитоценотические особенности изучаемых сообществ и их влияние на развитие мхов.

Мы определяли запасы фитомассы напочвенного мохового покрова и эпифитных моховых синузий на 4 пробных площадях:

I. Елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый лес;
II. Березовый осоково-разнотравный лес;
III. Кедровый зеленомошный лес;
IV. Березовый хвощево-вейниковый лес.

Краткая характеристика этих объектов изучения приведена в табл. 1.

На всех указанных четырех пробных площадях был учтен видовой состав мхов на основаниях стволов деревьев, на колоднике и в напочвенном покрове. Для определения массы мохового покрова в каждой микрогруппировке закладывали учетные площадки различных размеров: 20×25 см в лесах со сплошным моховым покровом, 10×12.5 см — в микрогруппировках с мозаичным моховым ковром и 1 м^2 — в лесах со слабо выраженным моховым покровом. Повторность 10—30-кратная. Всего было заложено 138 учетных площадок. Укосы разбирали по видам. Мхи отделяли от подстилки, примесей и взвешивали в воздушно-сухом состоянии, причем определяли массу только зеленой ассимилирующей части мхов. Образцы доводили до абсолютно сухого состояния и по коэффициентам влажности проводили пересчеты. Результаты обработаны общепринятыми методами математической статистики (Василевич, 1969). При определении запасов фитомассы эпифитных моховых синузий с модельных деревьев (на каждой пробной площади 3—10 шт.), однородных по высоте и диаметру, мхи, покрывающие основание ствола и выступающие корни, снимали полностью. Из всей массы мхов с каждого дерева брали 3 навески по 10—50 г. В навесках мхи разбирали по видам, определяли воздушно-сухой вес всей навески и отдельных видов мхов. Пересчет производили на отдельную древесную породу и на 1 га. Данные по видам мхов в абсолютно сухой вес не переводили, поскольку в этом случае крайне малые величины веса эпифитных мхов нередко сводились к нулю.

При сравнении массы наземного мохового покрова коренных и производных лесов отмечены более благоприятные фитоценотические условия для развития мхов в хвойных лесах. Наибольшей массой мхов в наземном покрове обладает кедровый зеленомошный лес — 1559.8 кг/га (табл. 2). Эти данные выше, чем приведенные Н. П. Арискиной (1962) для зеленомошных сосняков и ельников Татарии, а также С. Tamm (1954) — для лесов Швеции; авторы указывают запасы массы мхов от 455 до 700 кг/га при максимальной фитомассе мхов 1000—1300 кг/га. Запасы массы мхов в 10-летнем березняке Южной Карелии — 42.2 ц/га (Кучко, Матюшкин, 1971).

Следует учитывать тот факт, что опад лиственных пород сильно подавляет мхи и снижает покрытие ими до 30—40% (Ахминова, 1970). Этим, видимо, отчасти можно объяснить малые запасы напочвенных мхов березового хвощево-вейникового леса с явным преобладанием березы. Высокое проективное покрытие травяного яруса в папоротниковых, снытево-разнотравных микрогруппировках резко снижает массу мхов. Уменьшение проективного покрытия травостоя до 40% в зеленомошных микрогруппировках коренных типов леса способствует развитию значительной массы мхов (табл. 2).

Увеличение массы мохового покрова в кедровом зеленомошном и елово-кедрово-пихтовом лесах обусловлено многими причинами. Чрезвычайно пестрая экологическая обстановка внутри ценоза, вызванная хорошо развитым

ТАБЛИЦА 1

Характеристика растительного покрова пробных площадей *

№ пробной площади	Тип леса	Размер пробной площади, га	Древесный ярус				Травяной ярус			Моховой ярус			Микрогруппировки		
			высота, м	полнота	сомкнутость крон	состав древостоя	основные виды	число видов	общее проективное покрытие, %	основные виды	число видов	общее проективное покрытие, %	название и основные виды	размеры на пробной площади, %	общее проективное покрытие, %
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
I	Елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый	0.6	25.5	0.7	0.8	4П 4К 1Е 1Б ед. Ос	*Carex macroura*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*	36	60	*Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brachythecium starkei*, *Ptilium crista-castrensis*, *Mnium cuspidatum*	38	30	1. Мелкотравно-зеленомошная — *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Oxalis acetosella*, *Impatiens noli-tangere*, *Circaea alpina*, *Linnaea borealis*	50	60
													2. Мелкотравно-осочковая — *Carex macroura*, *Calamagrostis obtusata* и таежное мелкотравье: *Oxalis acetosella*, *Stellaria bungeana*, *Circaea alpina*, *Maianthemum bifolium*	35	80
													3. Папоротниковая — *Carthusiana spinulosa*, *Athyrium crenatum*, *A. filix-femina*	15	100
II	Березовый осоково-разнотравный	0.4	21.3	0.8	0.8	9Б 10с + ед. Е КИ	*Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis obtusata*, *Cacalia hastata*, *Pulmonaria mollissima*, *Aconitum excelsum*, *Thalictrum minus*, *Filipendula ulmaria*	42	100	*Brachytecium* sp. sp., *Pleurozium schreberi*, *Mnium* sp. sp., *Climacium dendroides*	31	2	1. Мелкотравно-осочковая — *Carex macroura*	25.2	30
													2. Снытево-разнотравная — *Aegopodium podagraria*, *Thalictrum minus*, *Lathyrus vernus*, *Cacalia hastata*, *Pulmonaria mollissima*, *Solidago virgaurea*	57.0	100
													3. Вейниково-осоковая — *Carex caespitosa*, *Calamagrostis langsdorffii*	17.8	30—40

* Характеристика древесного и травяного ярусов приводится по материалам Л. А. Игнатьева (1973, 1974) и А. А. Храмова, В. И. Валуцкого (1977).

Табл. 1 (*продолжение*)

№ пробной площади	Тип леса	Размер пробной площади, га	Древесный ярус				Травяной ярус			Моховой ярус			Микрогруппировки		
			высота, м	полнота	сомкнутость крон	состав древостоя	основные виды	число видов	общее проективное покрытие, %	основные виды	число видов	общее проективное покрытие, %	название и основные виды	размеры на пробной площади, %	общее проективное покрытие, %
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
III	Кедровый зеленомошный	0.45	23	0.8	0.8	7К 2Е 1П ед. Б	*Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Carex globularis*, таежное мелкотравье; редко *Aconitum excelsum*, *Aegopodium podagraria*, *Paris quadrifolia*, *Calypso bulbosa*	46	40	*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Mnium medium*, *Calliergon giganteum*, *C. cordifolium*, *Sphagnum centrale*, *S. squarrosum*	52	100	1. Зеленомошная — *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*, *Carex globularis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Calamagrostis obtusata*, зеленые мхи, таежное мелкотравье	79.5	40
													2. Разнотравно-осоковая — *Carex caespitosa*, *Filipendula ulmaria*, *Athyrium filix-femina*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Cacalia hastata*	20.5	60
IV	Березовый хвощево-вейниковый	0.3	22	0.7	0.8	9Б 1Е ед. П	*Calamagrostis obtusata*, *Equisetum pratense*, *E. sylvaticum*	38	90—100	*Pleurozium schreberi*, *Brachythecium* sp. sp., *Aulacomnium palustre*	22	5	1. Хвощево-вейниковая — *Calamagrostis obtusata*, *E. pratense*, *E. sylvaticum*	90.0	20
													2. Мелкотравно-зеленомошная — таежное мелкотравье — *Circaea alpina*, *Carex macroura*, *Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*	10.0	10

ТАБЛИЦА 2

Запасы зеленой массы мхов в различных типах леса по микрогруппировкам (абс. сух. вес)

Микрогруппировки	Вес мхов, г/м², M ± m	σ	v	Вес мхов, кг/га
Елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый лес				
Мелкотравно-зеленомошная	3.04 ± 0.45	2.13	66.3	299.3
Мелкотравно-осочковая	1.33 ± 0.42	0.58	18.7	96.7
Папоротниковая	2.05 ± 0.33	1.27	30.8	59.5
			Итого	455.5
Березовый осоково-разнотравный лес				
Мелкотравно-осочковая	0.37 ± 0.09	0.31	9.3	18.6
Снытево-разнотравная	0.93 ± 0.22	0.7	3.7	106.0
Вейниково-осоковая	0.63 ± 0.09	0.3	6.3	18.8
			Итого	143.4
Кедровый зеленомошный лес				
Зеленомошная	8.68 ± 1.07	5.88	260.1	1463.4
Разнотравно-осоковая	0.58 ± 0.11	0.45	9.9	96.4
			Итого	1559.8
Березовый хвощево-вейниковый лес				
Хвощево-вейниковая				
Мелкотравно-зеленомошная	1.7 ± 1.41	2.12	17.2	15.7
			Итого	15.7

нано- и микрорельефом (повышения, западины, приствольные возвышения, вывалы, валежины и т. д.), дерново-глеевая почва с мощным оторфованным слоем лесной подстилки, наличие большого количества органического субстрата благоприятствуют поселению мхов. Такие экотопы, как валеж и пни, как правило, не заселяются травами и кустарниками, и на них беспрепятственно растут мхи (Ахминова, 1970). Существенным фактором, способствующим развитию мхов в кедровом зеленомошном лесу, является и наличие довольно высокого уровня верховодки в течение вегетационного периода.

Исследованные леса характеризуются высокой фитомассой древостоя (табл. 3), значительными показателями высоты, полноты и сомкнутости крон (Храмов, Валуцкий, 1977), однако влияние их на структуру мохового покрова проявляется косвенно, через регулирование плотности видовых популяций трав и кустарничков (Ахминова, 1975). Анализ структуры наземной фитомассы позволяет установить обратно пропорциональную зависимость соотношения запасов массы травяного и мохового покровов.

При разборах укосов мхов по видам был проведен также учет фитомассы доминантных и субдоминантных видов мохового яруса.

Наибольшей массой обладают доминанты мохового покрова кедрового зеленомошного леса (табл. 4). Из всех напочвенных мхов максимальными запасами зеленой массы отличается *Hylocomium splendens*. В коренных типах леса масса этого вида особенно велика, причем максимального развития он достигает в зеленомошной микрогруппировке. В производных березовых лесах этот вид в напочвенном покрове полностью отсутствует. Такой распространенный напочвенный мох, как *Pleurozium schreberi*, растет во всех исследованных фитоценозах и имеет значительную массу в кедровом зеленомошном лесу. Минимальное количество *P. schreberi* отмечено для березового хвощево-вейнико-

ТАБЛИЦА 3

Структура надземной фитомассы высших сосудистых растений и мхов в некоторых типах леса Западной Сибири, т/га *

Древостой	Подлесок	Подрост	Травостой	Моховой покров
Елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый лес				
153.89	2.58	16.05	0.49	0.45
Березовый осоково-разнотравный лес				
139.90	5.44	1.77	1.20	0.14
Кедровый зеленомошный лес				
153.57	0.3	10.65	0.56	1.56
Березовый хвощево-вейниковый лес				
114.95	1.51	6.16	0.59	0.02

* Запасы фитомассы древостоя, подлеска, подроста и травостоя приводятся по материалам Игнатьевой (1973, 1974) и Храмова, Валуцкого (1977).

вого леса. Значительную массу имеют *Mnium medium*, *M. drummondii*, особенно в елово-кедрово-пихтовом зеленомошно-осочковом лесу, где они достигают максимума в зеленомошной и папоротниковой микрогруппировках, а минимума — в разнотравно-осочковой.

ТАБЛИЦА 4

Фитомасса доминантов и субдоминантов мохового яруса (возд.-сух. вес, г/м²)

Вид	Тип леса			
	елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый	березовый осоково-разнотравный	кедровый зеленомошный	березовый хвощево-вейниковый
Aulacomnium palustre	—	—	0.04	0.2
Brachythecium sp. sp.	6.1	4.9	1.4	0.5
Climacium dendroides	0.9	0.8	0.04	—
Dicranum polysetum	—	—	6.3	—
Drepanocladus uncinatus	0.51	—	—	—
Helodium blandowii	—	—	0.09	—
Hylocomium splendens	13.4	—	70.9	—
Mnium sp. sp.	12.9	2.5	3.05	—
Pleurozium schreberi	1.2	2.5	63.2	0.9
Ptilium crista-castrensis	2.1	—	0.9	—
Rhytidiadelphus triquetrus	6.6	—	0.04	—
Sphagnum sp. sp.	—	—	11.5	0.1
Thuidium sp. sp.	—	—	0.02	—

Большая фитомасса в кедровом зеленомошном лесу у *Sphagnum centrale*, *S. girgensohnii*, причем почти в равной степени и в зеленомошной, и в разнотравно-осочковой микрогруппировках. Это указывает на тенденцию к заболачиванию ценоза.

Эпифитные моховые синузии коренных темнохвойных лесов (запас 77.5 и 58.5 кг/га) развиты слабее, чем производного березово-осоково-разнотравного леса (109.1 кг/га) — табл. 5, что связано с характером коры хвойных деревьев, часто слущивающейся и обладающей незначительным количеством разлагающихся органических веществ.

ТАБЛИЦА 5

Общий запас воздушно-сухой массы мхов-эпифитов в некоторых типах леса Западной Сибири

Древесная порода	Число деревьев на 1 га	Масса мхов на одном дереве, г	Масса мхов, кг/га
Елово-кедрово-пихтовый зеленомошно-осочковый лес			
Кедр	122	319.1	38.9
Пихта	189	111	21.0
Ель	62	97	6.0
Береза	20	578	11.6
Итого	393	1105.1	77.5
Березовый осоково-разнотравный лес			
Береза	529	194	102.6
Осина	43	64.3	2.8
Ель	42	89.5	3.7
Итого	614	347.8	109.1
Кедровый зеленомошный лес			
Кедр	307	163.1	50.1
Ель	82	103	8.4
Итого	389	266.1	58.5
Березовый хвощево-вейниковый лес			
Береза	716	52.5	37.6

Распределение массы мхов-эпифитов зависит от многих причин: толщины стволов, возраста деревьев и других особенностей ценозов. Но, видимо, определяющими факторами в развитии эпифитных моховых синузий являются влажность воздуха, микроклиматические особенности фитоценозов. Значительное преобладание массы мхов в березовом осоково-разнотравном лесу связано, на наш взгляд, с особенностями данного сообщества, имеющего большие показатели запасов фитомассы древостоя, подлеска, травостоя (табл. 3). В целом мхи-эпифиты на стволах березы развиты незначительно, однако в основании стволов, а у более старых берез с растрескивающейся корой, где накапливаются органические вещества, до высоты 1—2 м, мхи развиты достаточно хорошо (Косачева, 1970).

Таким образом, исследованные сообщества отличаются сравнительно высокой видовой насыщенностью высших сосудистых растений и мхов. Обращает на себя внимание большая роль мхов в сложении эпифитных моховых синузий и напочвенного покрова, накапливающего в отдельных ценозах почти в 3 раза больше веществ, чем травяно-кустарничковый ярус.

ЛИТЕРАТУРА

Арискина Н. П. (1962). Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики. Бот. ж., 47, 5. — Ахминова М. П. (1970). Экспериментальные данные о видовом составе и структуре синузий зеленых мхов в еловых лесах таежной зоны. В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л., Наука. — Ахминова М. П. (1975). О влиянии древостоев ели на синузии мхов в ельниках сфагново-черничных. Лесоведение, 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Игнатьева Л. А. (1973). Характеристика фитомассы кустарничково-травяного яруса двух лесных ценозов южной тайги Западной Сибири. Бот. ж., 58, 5. — Игнатьева Л. А. (1974). Учет массы травяного яруса елово-кедрово-пихтового и березового леса в зоне южной тайги Западной Сибири. Изв. СО АН СССР, 3, 15. —

Косачева Л. А. (1970). Эпифитная флора мхов Среднего Приобья (бассейн р. Чаи). В кн.: Вопросы биологии. Уч. зап. Омск. гос. пед. инст., 58. — Кучко А. А., Матюшкин В. А. (1971). Наземная фитомасса березняков Южной Карелии и ее изменение с возрастом древостоев. В кн.: Лесные растительные ресурсы Южной Карелии. Петрозаводск, Карелия. — Храмов А. А., Валуцкий В. И. (1977). Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья. Новосибирск, Наука. — Tamm C. O. (1954). Growth, yield and nutrition in carpet of a forest moss (*Hylocomium splendens*). Medd. tr. stat. Skogsfors., 43, 1.

Омский государственный
педагогический институт.

Получено 23 VIII 1976.

УДК 581.331.2 : 582.734+582.951

С. В. Шевченко, Т. С. Елманова

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ *PERSICA VULGARIS* и *NICOTIANA TABACUM*

S. V. SHEVCZENKO, T. S. ELMANOVA. MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERS OF *PERSICA VULGARIS* AND *NICOTIANA TABACUM* POLLEN

Показана чрезвычайная гетерогенность пыльцевых зерен *Persica vulgaris* и *Nicotiana tabacum* как по морфологическим, так и по физиологическим признакам. Физиологическая разнокачественность морфологически нормальных пыльцевых зерен выражается в непрорастании определенного числа их в оптимальных условиях, в разной скорости роста и разной длине пыльцевых трубок при воздействии на пыльцу ингибиторов роста.

Пыльца в пределах вида, сорта или разновидности растений чрезвычайно гетерогенна. Эта гетерогенность выражается как в аномальном строении части пыльцевых зерен (ПЗ), разной их плоидности, так и в различной способности морфологически нормальных ПЗ при проращивании на питательных растворах образовывать пыльцевые трубки (Елманов, 1955; Дзевалтовский, Литвиненко, 1973; Шолохова, Никифоров, 1973; Поддубная-Арнольди, 1976; Шевченко, 1976, 1977, и др.). Большинство авторов при определении жизнеспособности пыльцы учитывают только процент проросших ПЗ, не обращая при этом внимания на их различную физиологическую активность, которая особенно четко проявляется под влиянием регуляторов роста.

В данной работе приведены результаты анализа морфологии пыльцы, особенностей роста и развития пыльцевых трубок персика и табака на питательных растворах и рассмотрен вопрос о физиологической неравноценности морфологически нормальных ПЗ, которая была выявлена с помощью фенольных соединений. Последние, по литературным данным (Linskens, 1969; Vasil, 1974), наряду с веществами липидной природы являются основным компонентом секрета рылец.

Материал и методика

В качестве объектов исследования взяты смесь зрелой пыльцы из 50 цветков с каждого из трех деревьев персика *Persica vulgaris* Mill., сорт Пушистый ранний и смесь пыльцы с 50 растений табака *Nicotiana tabacum* L., сорт Дюбек. Табак удобен как модель исследований из-за продолжительности срока цветения. Анализ пыльцы проводили на постоянных препаратах, окрашенных метилгрюн-пиронином по Унна. Пыльцу персика проращивали на 15%-м растворе глюкозы, пыльцу табака — на 2%-м растворе сахарозы (предварительно было установлено, что максимальное количество ПЗ прорастает именно на этих растворах). Степень физиологической активности ПЗ определяли с помощью растворов хлорогеновой и кофейной кислот различных концентраций, которые, по нашим данным, являются ингибиторами роста пыльцевых трубок (Шевченко, Елманова, 1978). Хлорогеновая кислота — фенольное соединение, характерное для табака и генеративных почек персика (Zucker, Ahrens, 1958;

Елманова и др., 1979). В растворы сахаров ингибиторы добавляли в концентрациях 40, 80, 160, 300, 400 и 500 мг/л. Повторность опыта была 10-кратной. Скорость роста пыльцевых трубок учитывали через 1, 2 и 24 ч после посева, затем материал фиксировали на предметных стеклах, окрашивали и проводили анализ проросших пыльцевых зерен.

Результаты исследования и обсуждение

Зрелая пыльца *Persicum vulgaris* в основном была представлена морфологически нормальными ПЗ, которые при окрашивании метилгрюн-пиронином имели зеленые ядра и розовую цитоплазму. Около 16% пыльцы оказалось аномальными (пустые оболочки, мелкие деформированные ПЗ или зерна с множеством бесформенных ядер, многоклеточные и многоядерные структуры и т. д.). При проращивании пыльцы на растворе глюкозы 26% нормальных ПЗ не проросли, у 20% трубки были длиной менее 10 диаметров ПЗ, около 4% пыльцевых трубок имели вздутия на конце. Все это свидетельствует о физиологической разнокачественности морфологически нормальных ПЗ. Еще более наглядно эта особенность проявляется при добавлении в питательный раствор хлорогеновой или кофейной кислот (табл. 1). Внесение в раствор глюкозы этих фенольных соединений приводит к снижению числа проросших ПЗ, замедлению скорости роста пыльцевых трубок и уменьшению их длины. По мере увеличения концентрации кислот усиливается ингибирование процесса прорастания. Следует отметить, что на фоне общего подавления ростовых процессов ПЗ отмечалось нормальное развитие определенного их числа.

Известно, что на жизнеспособность пыльцы наряду с другими факторами влияют метеорологические условия ее формирования (Елманов, 1955; Шолохова, Никифоров, 1973). В связи с этим интересно сравнить физиологическую активность двух генераций пыльцы табака, формирование одной из которых проходило при оптимальных температурных условиях (21—23° С), а другой — при пониженных температурах (15—18° С). Пыльца, развивавшаяся при оптимальных условиях, на 89% состояла из морфологически нормальных ПЗ, большинство которых в растворе сахарозы проросло и дало длинные (более 10 диаметров ПЗ) пыльцевые трубки. При добавлении в раствор сахарозы хлорогеновой или кофейной кислот, так же как и в опытах с пыльцой персика, проявилась физиологическая неравноценность морфологически нормальных ПЗ (табл. 1). Если на контрольном растворе (без ингибитора) через 24 ч проросли 76% ПЗ и трубки были длинными, то на растворе с кофейной кислотой концентрации

ТАБЛИЦА 1

Прорастание пыльцевых зерен персика (П) и табака (Т) под влиянием ингибиторов роста (в процентах к общему числу пыльцевых зерен)

Время анализа	Ингибитор	Концентрация ингибиторов роста, мг/л: 0		40		80		160		300		500	
		П	Т	П	Т	П	Т	П	Т	П	Т	П	Т
Через 1 ч после посева	Хлорогеновая кислота	54±11	70±2	33±11	70±2	19±3	65±3	21±5	65±4	23±3	65±3	14±5	25±5
	Кофейная кислота	54±11	70±2	29±7	70±3	24±4	64±4	17±7	64±4	19±2	68±2	3±2	6±2
Через 2 ч	Хлорогеновая кислота	56±5	75±2	25±9	72±3	22±7	67±1	31±4	65±3	27±8	64±1	16±4	28±4
	Кофейная кислота	56±5	75±2	36±6	77±1	30±8	66±1	12±2	67±2	20±3	67±1	7±5	5±3
Через 24 ч	Хлорогеновая кислота	62±6	76±8	44±5	70±4	47±5	68±2	44±11	70±4	43±8	66±2	36±3	50±2
	Кофейная кислота	62±6	76±8	51±5	75±5	53±4	62±7	51±5	64±4	53±5	53±10	46±4	21±1

300 мг/л проросли 53% ПЗ и пыльцевые трубки были в основном длинными, а в варианте с 500 мг/л только 21% ПЗ развили пыльцевые трубки, и все они были короткими.

Пыльца, сформировавшаяся при пониженных температурах, в контрольном растворе прорастала значительно слабее, скорость роста пыльцевых трубок снижалась, однако длина их оставалась нормальной. В смеси зрелой пыльцы было около 82% морфологически нормальных ПЗ, но только 57% из них проросли (48% общего количества ПЗ). Эта смесь пыльцы оказалась более чувствительной к действию фенольных кислот, что проявилось в снижении как скорости роста пыльцевых трубок, так и количестве проросших ПЗ вообще (табл. 2). Добавление в питательный раствор кофейной кислоты концентрации 300 мг/л ингибировало процесс прорастания ПЗ, образовавшихся при пониженных температурах, примерно втрое сильнее по сравнению с контролем, и пыльцевые трубки были короткими.

Следует отметить, что пыльца табака сильнее реагировала на внесение в питательный раствор кофейной кислоты, чем хлорогеновой. Так, через 24 ч на питательном растворе с 500 мг/л хлорогеновой кислоты проросло 19% ПЗ, тогда как на растворе с кофейной кислотой той же концентрации рост пыльцевых трубок не наблюдался, хотя небольшое количество ПЗ в первые часы проросло. Однако в дальнейшем эти коротенькие пыльцевые трубки (короче одного диаметра ПЗ) лопались (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Прорастание пыльцевых зерен табака, сформированных при пониженных температурах, под влиянием ингибиторов роста (в процентах к общему числу пыльцевых зерен)

Время анализа	Ингибитор	Концентрация ингибитора роста, мг/л			
		0	300	400	500
Через 1 час после посева	Хлорогеновая кислота	3±1	2±2	5±3	2±1
	Кофейная кислота	3±1	0	0	0
Через 2 ч	Хлорогеновая кислота	32±2	7±1	7±5	8±1
	Кофейная кислота	32±2	19±9	9±2	8±2
Через 24 ч	Хлорогеновая кислота	48±1	29±3	21±2	19±4
	Кофейная кислота	48±1	16±1	4±2	0

Кроме того, во всех вариантах опыта наблюдалось явление «взрыва» ПЗ, при котором лопалась оболочка ПЗ и содержимое выходило из нее. Подобное явление обнаружил С. И. Елманов (1955) при проращивании пыльцы персика, табака и других растений на различных растворах сахарозы и объяснил это разным осмотическим давлением внутри ПЗ зерен. В наших опытах много лопнувших ПЗ наблюдалось при действии высоких концентраций ингибиторов — 300 и 500 мг/л (табл. 3), однако эти концентрации существенно не меняют осмотического давления питательного раствора, и мы полагаем, что в данном случае «взрыв» ПЗ вызван действием фенольных кислот на оболочку ПЗ.

ТАБЛИЦА 3

Количество лопнувших пыльцевых зерен под действием хлорогеновой кислоты (в процентах к общему числу пыльцевых зерен)

Время анализа	Объект	Концентрация ингибитора роста, мг/л			
		0	160	300	500
Через 24 ч после посева	Табак	1.0	5.7	6.1	19.0
	Персик	0	10.4	22.0	21.1

Неодинаковая реакция ПЗ на действие ингибиторов (одни не прорастают, другие лопаются, третьи развивают короткие пыльцевые трубки и т. д.), оче-

видно, связана с разным уровнем эндогенных регуляторов роста отдельных ПЗ, что и обусловливает их различную физиологическую активность.

Таким образом, результаты проведенных экспериментов еще раз подтверждают существование физиологической неравноценности морфологически нормальных ПЗ, которая проявляется в непрорастании определенного их числа, в разной скорости роста и разной длине пыльцевых трубок, а также в разной чувствительности к действию фенольных кислот. Особый интерес при оценке жизнеспособности пыльцы представляют ПЗ, сохраняющие под влиянием ингибиторов способность к нормальному развитию. Можно предположить, что пыльца, содержащая высокий процент таких ПЗ, обладает и более высокой оплодотворяющей способностью, так как в состав секрета рылец входят фенольные соединения, многие из которых являются ингибиторами роста.

ЛИТЕРАТУРА

Дзевалтовский А. К., Литвиненко Н. М. (1973). Формирование пыльцевых зерен у экспериментально тетраплоидной формы огурца. Материалы Всес. симпоз. «Половой процесс и эмбриогенез растений». М. — Елманов С. И. (1955). Морфофизиологическая разнородность и биологическая неравноценность пыльцевых зерен. В кн.: Эфирномасличные и пряные растения. Ялта. Сельхозгиз. — Елманова Т. С., Паламарчук Л. Р., Литвинова О. Н. (1979). Динамика фенольных соединений в тканях персика во время зимовки. Тр. Никитск. бот. сада, 78. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — Шевченко С. В. (1976). Аномалии пыльцевых зерен как начальные стадии эмбриоидов. Материалы III съезда УОГиС (22—25 VI 1976). Киев, Наукова думка. — Шевченко С. В. (1977). К вопросу о получении гаплоидных растений *Nicotiana tabacum* L. (*Solanaceae*). Бот. ж., 62, 8. — Шевченко С. В., Елманова Т. С. (1978). Морфофизиологическая разнокачественность мужского гаметофита некоторых покрытосеменных растений. Тез. докл. VII Всес. симпоз. по эмбриол. раст. Киев, Наукова думка. — Шолохова В. А., Никифоров Ю. Л. (1973). Влияние высоких температур на развитие пыльцевых зерен маслины. В кн.: Цитогенетические и цитоэмбриологические методы в селекции плодовых и ягодных культур. М., Колос. — Linskens H. F. (1969). Fertilization mechanisms in higher plants. In: Fertilization, comparative morphology, biochemistry and immunology. Acad. Press. — Vasil J. K. (1974). The histology and phisiology of pollen germination and pollen tube growth on the stigma and in the style. In: Fertilization in higher plants. Amsterdam. — Zucker M., Ahrens J. F. (1958). Quantitative assay of chlorogenic acid and its pattern of distribution within tobacco leaves. Plant Physiol., 33, 4.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 12 IV 1979.

УДК 581.9 (662.5)

С. Н. Бахарева

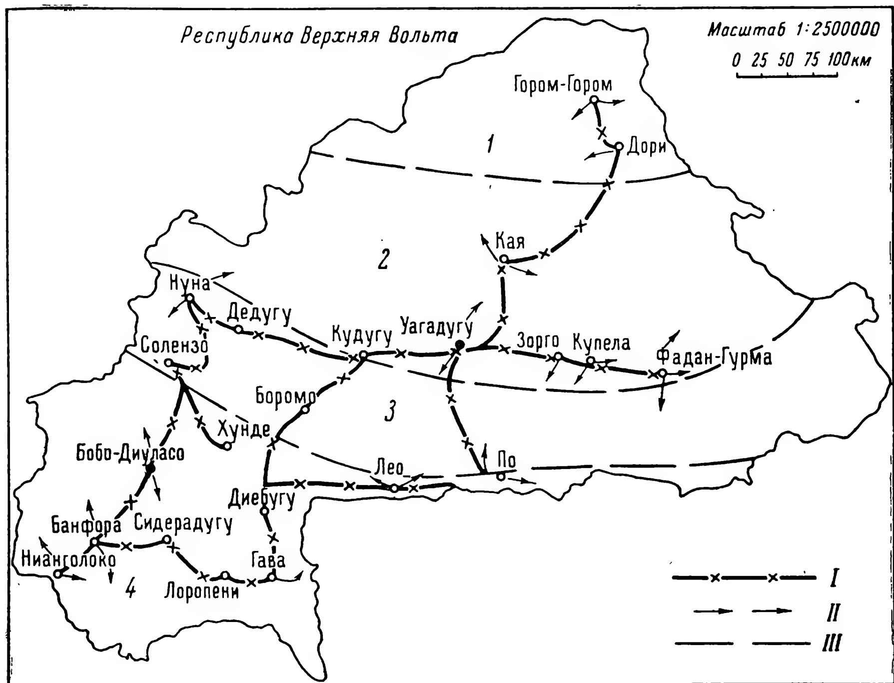
О РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЕРХНЕЙ ВОЛЬТЫ

S. N. BAKHAREVA. ON THE VEGETATION OF THE UPPER VOLTA

Дана краткая характеристика растительных областей, выделенных на территории Верхней Вольты. Перечислены основные дикорастущие полезные растения Верхней Вольты (102 наименования). Для каждого растения указаны флористическая область и их применение.

В сентябре—ноябре 1977 г. Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) организовал экспедицию в Верхнюю Вольту. Помимо автора статьи, в ней участвовали сотрудник ВИРа С. Г. Варадинов и ботаник Вольтийского научного центра Симон Уттара. Как и в большинстве экспедиций, осуществляемых ВИРом, главной задачей нашей поездки было выявление географической локализации культурных растений и их дикорастущих сородичей, а также сбор исходного материала.

Экспедиция в Верхнюю Вольту представляла значительный интерес, так как растительность страны очень мало изучена. В ходе работы нам удалось



Маршрут экспедиции (*I*), пешеходные экскурсии (*II*) и растительные области (*III*).

обследовать 40 различных пунктов страны (см. рисунок) и познакомиться со всеми основными растительными областями. В результате были собраны сведения о ряде дикорастущих полезных растений и отчасти о видах возделываемых и охраняемых. Эти сведения, а также некоторые данные о флоре и растительности Верхней Вольты и составили материал настоящей статьи.

Флору и растительность тропической Африки, куда входит и Верхняя Вольта, изучали A. Chevalier и E. Perrot (1905), A. Chevalier (1938), G. Roberty (1954), J. Hutchinson и J. Dalziel (1937) и другие исследователи, работы которых мы использовали при знакомстве с флорой и растительностью Верхней Вольты. В нашей литературе сведения о растительности этой страны отсутствуют.

Через территорию Верхней Вольты (см. рисунок) проходят Сахельская (*1*), Суданская (*2*, *3*) и Судано-Гвинейская (*4*) растительные области («Atlas de la Haute-Volta», 1975).

С а х е л ь с к а я о б л а с т ь занимает часть страны севернее 14° с. ш. Продолжительный, не менее 8—10 месяцев, сухой сезон и небольшое количество осадков (всего 500—600 мм в год) определенным образом сказываются на растительности, которая весьма скудна. Преобладающий тип растительности здесь — так называемая сахельская степь с редкими кустарниками и большей частью чахлыми, снабженными шипами деревьями. В этой области наиболее обычны *Acacia nilotica*, *A. raddiana*, *A. senegal*, растущие у небольших водоемов, пересыхающих в сухой сезон, *Bauhinia rufescens* и *Pterocarpus lucens* (*Leguminosae*); *Balanites aegyptiaca* (*Balanitaceae*); *Boscia angustifolia* и *Maerua crassifolia* (*Capparaceae*); *Combretum glutinosum* (*Combretaceae*); *Ziziphus mauritiana* (*Rhamnaceae*).

Баобаб (*Adansonia digitata*, *Bombacaceae*) распространен почти по всей Верхней Вольте, но наиболее часто встречается в Сахельской области, особенно в районах Джибо и Арибинда. Типичными представителями сахельской флоры также являются *Caralluma retroscipiens* (*Asclepiadaceae*) с мясистыми стеблями и *Leptadenia pyrotechnica* без листьев (то же семейство).

Злаки не образуют сплошного покрова за исключением мест с глинистыми почвами, где появляются настоящие луга с доминирующим дикорастущим видом *Panicum laetum*.

Из травянистых бобовых распространена *Cassia tora*, листья которой поедают овцы, а семена идут в пищу человеку.

Суданская область расположена южнее сахельской и занимает бо́льшую часть страны. Количество годовых осадков колеблется от 600 до 1000 мм. Северная часть области имеет много сходных черт с Сахельской областью (чахлая растительность, где преобладают акации и колючие кустарники), но отличается появлением других видов, таких как *Butyrospermum parkii* (*Sapotaceae*) (местное название — карите), *Parkia biglobosa* (*Leguminosae*) (нэрэ), *Khaya senegalensis* (*Meliaceae*) и др.

Среди злаков преобладают *Andropogon gayanus*, *A. hirtiflorus*, *Pennisetum pedicellatum*, *P. purpureum*.

Растительный покров этой области по сравнению с Сахельской более густой и типы растительности разнообразнее. Здесь встречаются луга, саванны, светлые леса. Большое влияние на растительность оказывают деятельность человека и частые пожары.

В светлых лесах много низко- и среднерослых деревьев, и лишь вблизи жилищ встречаются группы высокорослых деревьев. Доминируют *Afzelia africana*, *Albizia chevalieri*, *Anogeissus leiocarpus*, *Burkea africana*, *Pterocarpus erinaceus*. В южной части области преобладают *Detarium microcarpum*, *Isoberlinia doka*.

Судано-Гвинейская область расположена на юго-западе Верхней Вольты, где выпадает более 1000 мм осадков в год. Здесь встречаются более высокорослые древесные породы. Произрастает также большинство видов растений Суданской области, но такие виды Сахельской области, как *Ziziphus mauritiana* и различные акации, редки или исчезают совсем. В Судано-Гвинейской области доминируют *Burkea africana*, *Isoberlinia doka*, *I. dalzielii* (*Leguminosae*).

Характерны только для этой области *Uapaca togoensis* (*Uapacaceae*), *Parinari polyandra* (*Chrysobalanaceae*), *Syzygium guineense* (*Myrtaceae*), *Lophira lanceolata* (*Ochnaceae*), *Cussonia barteri* (*Araliaceae*).

Интересной особенностью этой области является существование галерейных лесов вдоль берегов непересыхающих рек и оврагов с постоянно большой влажностью. В этих лесах часто встречаются *Pandanus candelabrum* (*Pandanacaeae*), *Berlinia grandiflora* (*Leguminosae*), *Ficus platyphylla* (*Moraceae*), *Cola cordifolia* (*Sterculiaceae*), *Carapa procera* (*Meliaceae*), *Pentadesma butyracea* (*Guttiferae*), *Adina microcephala* (*Naucleaceae*). В галерейных лесах постоянно растет лиана *Mucuna pruriens* (*Leguminosae*) со жгучими плодами.

Микроклимат галерейного леса (постоянная повышенная влажность, слабая освещенность) благоприятен для папоротников (*Cyclosurus striatus*) или видов сем. *Zingiberaceae* (*Aframomum* sp.).

Довольно многочисленны различные пальмы. Наиболее экономически важной среди них является масличная пальма *Elaeis guineensis*; на заболоченных участках растут *Raphia sudanica*, *Phoenix reclinata*, *Calamus deeratus*.

На холмах в южной части Верхней Вольты встречаются островки реликтовых лесов, настоящие густые сухие леса. Следует заметить, что в них совершенно отсутствует злаковый покров и, кроме того, по видовому составу они сходны с густыми влажными экваториальными лесами.

В Судано-Гвинейской области иногда встречаются деревья гиганты (30—40 м выс.), среди которых особо выделяются *Chlorophora excelsa*, *Antiaris africana* (*Moraceae*), *Canarium schweinfurthii* (*Burseraceae*) и *Detarium senegalense* (*Leguminosae*).

Растительность Верхней Вольты сильно изменилась под влиянием земледелия и скотоводства. Некоторые виды, встречавшиеся ранее в каком-либо одном районе, по тем или иным причинам расселяются по всей стране. Примером может служить *Acacia albida* (балаза, заага — на местных диалектах). Это довольно высокое, до 30 м выс., дерево теряет свои листья в сезон дождей, но остается зеленым в засушливый период. Последнее обстоятельство чрезвычайно важно для скотоводов, в связи с чем этот вид ныне культивируется по всей стране и нередко дичает, хотя ранее он встречался лишь на юге Верхней Вольты.

Основные полезные растения Верхней Вольты

№ п. п.	Растения	Флористические области			Применение
		Сахельская	Суданская	Судано-Гвинейская	
	Acanthaceae				
1	*Hygrophila spinosa* T. Anders.		д	д	пищ
2	*Lepidagathis anobrya* Nees.		д		лек
	Amaranthaceae				
3	*Amaranthus blitum* L.		р	р	пищ
4	*A. caudatus* L.		р	р	»
5	*A. spinosus* L.		р	р	пищ, лек
6	*Papalia lappacea* (L.) Juss.		д		лек
	Anacardiaceae				
7	*Anacardium occidentale* L.		к		пищ
8	*Heeria insignis* (Del.) Kuntze		д	д	лек
9	*Rannea oleosa* A. Chevall.	д	д		пищ
10	*Mangifera indica* L.			к	»
11	*Sclerocarya birrea* Hochst.		д		»
	Annonaceae				
12	*Annona muricata* L.			д, к	пищ
13	*A. senegalensis* Pers.			д, к	»
14	*A. squamosa* L.			к	»
15	*Monodora myristica* Dun.			д.	»
	Apocynaceae				
16	*Nerium oleander* L.			к	лек
17	*Plumeria rubra* L.			к	лек
18	*Strophanthus hispidus* DC.			д	»
	Araceae				
19	*Colocasia esculenta* (L.) Schott			к	пищ
20	*Pistia stratiotes* L.		д		»
21	*Xanthosoma mafaffa* Schott		к	к	»
	Asclepiadaceae				
22	*Calotropis gigantea* (L.) Dryand.		к	к	лек
	Bombacaceae				
23	*Adansonia digitata* L.	д	д	д	лек, пищ
24	*Ceiba pentandra* (L.) Gaerth.		д		» »
	Capparaceae				
25	*Gynandropsis gynandra* (L.) Merr.			д	пищ
	Caricaceae				
26	*Carica papaya* L.		к	к	пищ
	Convolvulaceae				
27	*Ipomoea aquatica* Forsk.		д		пищ
28	*I. batatas* (L.) Poir.			к	»
	Cucurbitaceae				
29	*Citrullus colocynthis* (L.) Schrad.	д	д		лек
30	*Cucumis metuliferus* E. Mey.			д	пищ
31	*Lagenaria siceraria* (Mol.) Standl. (*L. vulgaris* Ser.)			к	»
32	*Luffa cylindrica* (L.) M. Roem.			к	»
33	*Melothria maderaspatana* Cogn.			д	лек
	Euphorbiaceae				
34	*Yatropha curcas* L.		д, к		лек
35	*Manihot esculenta* Crantz.			к	пищ
36	*Ricinus communis* L.	д	д	д	лек
	Gramineae				
37	*Cenchrus setigerus* Vahl.		д	д	корм
38	*Digitaria exilis* (Kippist) Stapf	к	к		пищ

№ п. п.	Растения	Флористические области			Применение
		Сахельская	Суданская	Судано-Гвинейская	
39	*D. sanguinalis* (L.) Scop.	к	к	к	пищ, корм
40	*Eleusine indica* (L.) Gaertn.		д	д	» »
41	*Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees	д			корм
42	*Oryza barthii* A. Cheval.		д		пищ
43	*O. breviligulata* A. Cheval. et Roer.		д		»
44	*Pennisetum gambiense* Stapf et Hubb.		к		»
45	*P. nigritarum* (Schlecht.) T. Durand et Schinz		к		»
46	*P. pedicellatum* Trin.		д, к		корм
47	*Sorghum arundinaceum* Stapf		д		»
48	*S. caudatum* Stapf			к	пищ, корм
49	*S. mellitum* Snowd.		к		» »
50	*Coix lacryma-jobi* L.			д	корм
	Labiatae				
51	*Coleus parviflorus* Benth.		к		пищ
52	*Ocimum basilicum* L.		к		лек, пищ
	Leguminosae				
53	*Acacia arabica* Willd.	д	д	д	корм, лек
54	*A. senegal* (L.) Willd.	д	д		корм
55	*Albizia lebbek* Benth.		д	д	—
56	*Alysicarpus vaginalis* DC.	д	д		корм
57	*Cajanus cajan* (L.) Millsp.			к	пищ, корм
58	*Canavalia ensiformis* (L.) DC.			к	» »
59	*Cassia absus* L.			д	лек
60	*C. mimosoides* L.	д	д		»
61	*C. tora* L.	д			корм
62	*Crotalaria retusa* L.			д	пищ, корм
63	*Indigofera tinctoria* L.	д	д		—
64	*Kerstingella geocarpa* Harms		к		пищ
65	*Sesbania pachycarpa* DC.		д, к		лек
66	*S. sesban* (L.) Merr.		д		корм
67	*Sphenostylis stenocarpa* (Hochst.) Harms			к	пищ
68	*Tamarindus indica* L.			д	»
69	*Voandzea subterranea* Thouars		к	к	»
	Loganiaceae				
70	*Strychnos spinosa* Lam.		д		пищ
	Lythraceae				
71	*Lawsonia inermis* L.		д		лек
	Malvaceae				
72	*Hibiscus sabdariffa* L.		к	к	пищ
73	*Urena lobata* L.		д, к		волокн
	Moraceae				
74	*Ficus gnaphalocarpa* A. Rich.			д	корм
75	*F. thonningii* Bl.			д	лек
	Moringaceae				
76	*Moringa oleifera* Lam.		д		корм, пищ
	Myrtaceae				
77	*Psidium guajava* L.		к		пищ
	Olacaceae				
78	*Ximenia americana* L.			д	пищ, лек
	Palmae				
79	*Raphia vinifera* Beauv.			д	пищ
	Pedaliaceae				
80	*Ceratoteca sesamoides* Endl.		д	д	пищ
81	*Sesamum alatum* Thonn.		к	к	»

№ п. п.	Растения	Флористические области			Применение
		Сахельская	Суданская	Судано-Гвинейская	
	Piperaceae				
82	*Piper guineense* Schum. et Thonn.			к	пищ
	Plumbaginaceae				
83	*Plumbago zeylanica* L.		д		лек
	Polygalacaceae				
84	*Polygala buteracea* Heckel		к		пищ
	Portulaceae				
85	*Portulaca oleracea* L.		к		пищ
	Rhamnaceae				
86	*Ziziphus jujuba* Mill.		д		пищ, лек
87	*Z. mucronata* Willd.		к		лек
	Rutaceae				
88	*Citrus aurantifolia* (Christm.) Swingle		к		пищ
89	*C. siensis* (L.) Osbeck		к		»
	Solanaceae				
90	*Capsicum abyssinicum* A. Rich.		к		пищ
91	*Nicotiana rustica* L.		к		—
92	*N. tabacum* L.			к	—
93	*Solanum aethiopicum* L.		к		пищ
94	*S. nodiflorum* Jacq.			к	»
	Sterculiaceae				
95	*Cola acuminata* (Beauv.) Schott et Endl.			р	пищ
	Verbenaceae				
96	*Vitex cienkowskii* Kotschy et Peyr.		к	р	пищ, лек
97	*Tectona grandis* L. fil.			к	лек
98	*Lippia adoensis* Hochst.			к	»
	Zingiberaceae				
99	*Aframomum melegueta* (Roscoe) K. Schum.		к		пищ
100	*Curcuma domestica* Val.		к		пищ, лек
101	*Zingiber officinale* Roscoe			к	лек
	Zygophyllaceae				
102	*Balanites aegiptiaca* Delile	д	д		пищ, лек

Примечание. д — дикорастущее, р — рудеральное, к — культивируемое, волокн — волокнистое, корм — кормовое, лек — лекарственное, пищ — пищевое.

Borassus aethiopum (*Palmae*), называемая на местных языках коага или сэбэ, культивируется на юго-западе страны в Банфора и Ородара и является наиболее характерной в сельском пейзаже этих районов. Небольшие куртинки этой пальмы отмечены в районах Гурма, Пама и др., но никогда не встречаются в Сахельской области.

Экономически важные *Butyrospermum parkii* (карите) и *Parkia biglobosa* (нэрэ) встречаются на всех обрабатываемых участках за исключением Сахельской области, где они не растут. Семена *Butyrospermum parkii*, содержащие пищевое масло, твердое даже в условиях тропического климата, составляют основу обеспечения местного населения растительным маслом.

Во время нашей поездки мы имели возможность познакомиться также с некоторыми полезными растениями Верхней Вольты, перечень которых приведен выше. В списке представлены основные дикорастущие полезные растения и отчасти возделываемые или охраняемые. Некоторые сведения о растениях мы заимствовали из работы А. Prost (1971) и использовали «Каталог диких сородичей культурных растений Западной Африки» (Бахарева, 1978).

ЛИТЕРАТУРА

Бахарева С. Н. (1978). Каталог диких сородичей культурных растений Западной Африки. Л., ВИР. — Вавилов Н. И. (1927). Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений. Изв. Гос. инст. опытн. агрономии, 5, 5. — Atlas de la Haute-Volta. (1975). Paris. — Bognouou O., Quedraogo C., Quedraogo O. G. (1975). Contribution à l'inventaire des plantes médicinales africaines en pays mossi (région de Quagadougou). Not. et doc. voltaïques, 8 (4). Quagadougou. CVRS. — Chevalier A. (1938). Flore vivante de l'Afrique Occidentale Française. Paris. — Chevalier A., Perrot E. (1905). Végétaux utiles de l'Afrique tropicale Française. Paris. — Hutchinson J., Dalziel J. (1937). The useful plants of West Tropical Africa. London. — Prost A. (1971). Principales plantes du pays mossi. Not. et doc. voltaïques, 4 (3, 4). Quagadougou. CVRS. — Roberty G. (1954). Petite flore de l'Ouest-Africain. Paris.

Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства, Ленинград.

Получено 19 III 1981.

УДК 584.55 : 582.998 (235.211)

Г. Г. Русяева

СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛЫННЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОГО ПАМИРА

G. G. RUSYAEVA, SEASONAL AND YEARLY CHANGES IN WORMWOOD COMMUNITIES IN WESTERN PAMIR

Приводятся сведения об изменчивости сообществ *Artemisia vachanica*, полученные в результате изучения динамики надземной однолетней фитомассы и учета горизонтальной проекции крон растений на постоянных площадках в течение 5 лет. Подчеркивается связь величины фитомассы и числа растений с метеоусловиями.

Полынные сообщества с господством *Artemisia vachanica* на Западном Памире — наиболее характерный элемент растительного покрова в пределах 2000—3000 м над ур. м. Сведения о структуре и динамике биологической продуктивности этих сообществ приводились в нашей прежней работе (Русяева, 1974) и статье С. С. Сабоиева (1979). Настоящее сообщение включает итоги наблюдений за 1965—1970 гг. за сезонной и разногодичной динамикой однолетней фитомассы основных видов растений полынных сообществ. Наблюдения проводили на склонах Шугнанского хребта близ г. Хорога на высоте 2200—2300 м над ур. м. на участках двух ассоциаций: эфемерово-горцово-ваханскополынной (Artemisia vachanica+Polygonum paronychioides+Anisantha tectorum+Psammophiliella filipes) и эфемероидно-ваханскополынной (Artemisia vachanica+Poa bulbosa+Carex pachystylis).

По температурному режиму и количеству осадков годы наблюдений были различными (табл. 1). Среднегодовое количество осадков (по многолетним данным) в районе Хорога — 235 мм с максимумом в зимне-весенний период. Среднегодовая температура воздуха 8.7°. Зональный тип почв — горные светло-коричневые, маломощные защебненные по всему профилю (Кутеминский, Леонтьева, 1966).

Участок эфемерово-горцово-ваханскополынной ассоциации расположен на крутом юго-юго-западном склоне древней террасы р. Шахдары. Растительный покров разрежен. В сообществе, кроме указанных выше доминантов, обильны эфемеры *Boissiera squarrosa*, *Tetracme pamirica*, *Cryptospora omissa*, *Crepis pulchra*, *Koelpinia linearis*.[1]

Участки эфемероидно-ваханскополынной ассоциации приурочены к местам интенсивного снегонакопления: выровненным поверхностям речных террас,

[1] Названия растений приводятся по «Определителю высших растений Бадахшана» (Иконников, 1979). Автор выражает свою признательность С. С. Иконникову за помощь в определении растений.

ТАБЛИЦА 1

Количество осадков и средние месячные температуры воздуха в 1965—1970 гг. (Хорог) *

Год	Месяцы												Сумма осадков за год и среднегодовая температура
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
1965	47.4	91.4	51.1	13.9	3.6	0.9	5.1	1.6	00	19.8	70.9	9.6	315.7
	—5.1	—8.4	—1.7	7.9	14.8	18.4	21.4	19.8	16.5	10.8	2.9	—5.1	7.6
1966	43.5	71.5	117.8	56.4	61.4	2.7	2.1	00	10.2	41.7	00	34.6	441.9
	—4.5	—1.6	0.4	7.6	13.2	19.7	20.6	21.9	16.8	9.4	1.8	—3.6	8.4
1967	14.7	65.5	26.7	29.6	33.5	4.0	00	00	00	33.9	33.1	40.2	281.5
	—9.6	—3.6	—0.3	9.2	13.5	19.0	22.4	22.7	18.6	8.9	2.8	—2.1	8.5
1968	19.4	12.4	81.0	22.9	13.3	7.0	0.6	0.5	00	22.3	7.3	82.2	268.9
	—8.9	—6.5	2.7	9.8	13.7	18.7	23.2	22.8	19.8	9.2	4.0	—6.2	—
1969	124.8	34.0	137.8	58.8	61.4	1.7	12.0	00	00	98.2	—	—	—
	—8.2	—7.1	2.7	7.7	13.6	18.1	21.0	22.5	16.9	10.4	—	—	—
1970	19.1	8.9	39.4	54.0	30.6	5.7	9.8	00	2.0	—	—	—	—
	—4.9	—2.0	3.3	11.2	15.5	19.7	20.5	24.2	18.4	—	—	—	—
Средние	31.0	32	39	42	24	9	3	0	1	11	19	24	235
многолетние	—7.9	—5.8	0.8	9.2	14.9	19.0	22.8	22.6	18.3	10.9	3.4	—3.8	8.7

* Первая строка для каждого года — осадки (мм), вторая — температура воздуха (°С); тире — данные отсутствуют.

шлейфам северных склонов. Кроме доминантов, в растительном покрове обильны многолетники *Dianthus darvazicus*, *Silene pamirensis*, *Scariola orientalis*. В апреле и мае образуется сплошной зеленый покров из *Carex pachystylis*. Участие однолетников невелико: 7 из 25 зарегистрированных видов (Русяева, 1974).

Методика изучения сезонных изменений запаса надземной фитомассы полынных сообществ основывалась на весовом учете растений по видам один раз в месяц. Учет проводился на постоянных делянках площадью 10 м^2.

Основу однолетней надземной фитомассы в эфемерово-горцово-ваханскополынной ассоциации образует *Artemisia vachanica*: ее доля (осенью) составляет в различные годы от 53 до 100% общей продукции.[2] В связи с этим динамика запаса общей фитомассы ассоциации в период наблюдений определяется изменением массы полыни. Совпадают во времени наступления и максимумы этих двух величин: это середина августа в годы с умеренно влажной и ранней весной (1967, 1968) — 12.2 и 24.0 г/м^2, или 0.12—0.24 т/га соответственно, и середина сентября — в годы с очень влажной, но холодной весной (1966, 1969) — 20.8 и 37.9 г/м^2, или 0.21—0.38 т/га (табл. 2). В это время полынь ваханская находится в фазах массовой бутонизации или начала цветения. Зацветает полынь обычно во второй половине сентября, когда среднесуточные температуры воздуха опускаются ниже 20°. Отмечены сроки начала цветения полыни ваханской в разные годы: 1965 — 17 IX, 1966 — 20 IX, 1967 — 27 IX, 1968 — 20 IX, 1969 — 23 IX. В урожае полыни ваханской основную массу в первой половине вегетационного сезона создают листья и вегетативные побеги, а со времени интенсивного формирования генеративных органов (в августе, сентябре) — генеративные побеги.

Содоминант полыни ваханской — ветвистый приземистый многолетник *Polygonum paronychioides* — развивается по типу эфемероидов. Максимум его продукции приходится на конец мая—начало июня. К середине июля он засыхает, а с началом осенних дождей возобновляет свою вегетацию. За годы наблюдений заметно возросли его обилие и величина фитомассы: с 2% от общей продукции ассоциации в 1966 г. до 42% — в 1970 г. Благодаря двум влажным веснам (1965 и 1966 гг.) на участке размножился мятлик луковичный и с появлением благоприятных условий в 1969 г. величина его надземной фитомассы в мае

[2] Исключение составляют май—июнь 1970 г., когда полынь ваханская была слабо развита и ведущее место в образовании фитомассы принадлежало содоминанту полыни *Polygonum paronychioides*.

ТАБЛИЦА 2

Продукция однолетней надземной массы в эфемерово-горцово-ваханскополынной ассоциации (г/м² возд.-сух. массы, среднее на 10 м²)

Растения	Май					Июнь					Июль		
	1966	1967	1968	1969	1970	1966	1967	1968	1969	1970	1966	1967	1968
	дата учета												
	20	15	25	25	20	15	20	15	15	15	12	10	10
Artemisia vachanica	9.1	9.1	11.2	5.3	4.9	25.9	10.7	11.3	7.1	5.4	32.4	12.3	7.1
В том числе													
генеративные побеги	—	2.2	0.6	0.2	0.2	14.8	3.4	1.9	0.7	0.3	22.6	6.6	1.4
вегетативные побеги	6.0	4.6	1.4	0.3	0.1	7.8	4.5	1.5	0.6	0.5	7.6	4.8	1.0
листья	3.1	2.3	9.2	4.8	4.6	3.4	2.8	7.9	5.8	4.5	2.2	0.9	4.7
Polygonum paronychioides	0.2	1.0	3.3	2.1	7.5	0.5	1.6	3.6	3.3	7.0	0.4	—	1.6
Poa bulbosa	0.1	0.1	0.9	1.2	0.9	0.2	—	0.4	0.7	0.7	—	—	—
Anisantha tectorum	0.1	—	0.1	0.2	0.2	0.1	—	—	0.2	0.3	—	—	—
Boissiera squarrosa	—	—	—	0.2	0.4	0.2	0.1	—	0.8	0.1	—	—	—
Logfia arvensis	—	—	—	1.1	3.7	0.1	—	—	—	0.9	—	—	—
Stipa badachschanica	—	—	—	—	—	0.2	0.1	0.2	0.2	0.3	0.1	—	0.1
Polygonum polycnemoides	0.02	—	—	0.9		0.4	0.6	—	0.4	—	—	—	—
Dianthus darvazicus	—	0.1	—	0.3	0.9	—	0.1	0.1	—	—	0.1	0.3	—
Cryptospora omissa	0.1	—	—	0.1	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—
Остальные	0.09	—	0.3	0.6	—	—	—	0.1	0.6	1.8	—	—	—
Всего продукции . .	9.7	10.3	15.7	12.0	18.6	27.8	13.2	15.7	13.3	16.5	33.0	12.6	8.8

Таблица 2 (*продолжение*)

Растения	Июль		Август				Сентябрь				Октябрь			
	1969	1970	1966	1967	1968	1969	1966	1967	1968	1969	1966	1967	1968	1969
	дата учета													
	10	10	15	10	10	10	12	15	10	12	10	10	10	10
Artemisia vachanica	11.2	6.2	33.9	22.2	11.5	17.5	37.9	15.8	8.3	20.6	30.3	9.8	8.5	18.6
В том числе														
генеративные побеги	1.6	0.5	24.7	16.3	5.2	7.0	31.6	10.6	3.8	8.7	26.5	6.8	4.8	12.0
вегетативные побеги	1.7	1.3	8.0	5.9	2.1	2.5	6.3	5.2	1.6	3.0	3.8	3.0	1.3	2.0
листья	7.9	4.4	1.2	—	4.2	8.0	—	—	2.9	8.9	—	—	2.4	4.6
Polygonum paronychioides	5.0	3.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa bulbosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anisantha tectorum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Boissiera squarrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Logfia arvensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stipa badachschanica	0.1	—	—	—	—	—	—	0.1	—	0.1	—	—	—	—
Polygonum polycnemoides	—	—	—	—	—	—	—	—			—	—	—	—
Dianthus darvazicus	0.1	0.2	—	—	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—	—
Cryptospora omissa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Остальные	—	—	1.5	1.8	0.7	1.3	—	—			—	—	—	—
Всего продукции . .	16.4	0.0	35.4	24.0	12.2	18.8	37.9	15.9	8.3	20.8	30.3	9.8	8.5	19.8

составила 12.3% от общей продукции. На остальные 30 видов растений приходится обычно не более 7% за исключением отдельных периодов их массового развития, когда фитомасса и процент участия этих видов в травостое резко возрастают (например, май и июнь 1969, 1970 гг.). Величина надземной фитомассы злаков — эфемеров и эфемероидов — составила в мае 1969 г. 6% от общей продукции ассоциации. В середине июня злаки-эфемеры достигли максимума своего развития и составили 7.6%. Ранняя весна 1970 г. способствовала пышному развитию в травостое эфемерово-горцово-ваханскополынной ассоциации однолетника *Logfia arvensis*, надземная фитомасса которого в середине мая составила 20% от общей продукции.

В эфемероидно-ваханскополынной ассоциации основу продукции в весеннее время (май) составляют эфемероиды *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*. В разные по погодным условиям годы величина их надземной фитомассы колеблется от 6.4 до 39.5 г/м^2, или 0.06—0.39 т/га, составляя 37—83% от общей продукции. В июне господство переходит к полыни ваханской и многолетникам *Dianthus darvazicus*, *Silene pamirensis*, *Scariola orientalis*. Большинство других растений в июне-июле уже засыхает. Максимальная продукция полыни ваханской в эфемероидно-ваханскополынной ассоциации наблюдается в середине августа (за исключением 1969 г. с холодной весной) и колеблется в разные годы от 12.5 до 35.0 г/м^2 (табл. 3). Величина общей надземной однолетней продукции достигает максимума в середине июля, совпадая с максимумом развития вышеупомянутых многолетников. Затем от августа к октябрю происходит ее постепенное снижение. Таким образом, во второй половине вегетационного периода безраздельное первенство в обеих ассоциациях принадлежит полыни ваханской. В это время она составляет от 55 до 90% общей надземной фитомассы в эфемероидных полынниках и 93—100% — в опустыненных.

Варьирование в накоплении однолетней массы по годам в полынных сообществах Западного Памира является их характерной чертой. Оно связана с погодными условиями. Так, 1966 год, отличавшийся обилием весенних осадков, но холодной весной, оказался наиболее благоприятным для интенсивного развития полыни ваханской, появления ее многочисленных всходов (до 4000 на 1 м^2). Величина надземной фитомассы по всем срокам учета, исключая холодный май, в этом году была в 2—5 раз выше, чем в последующие годы. 1967 и 1968 гг. были средними по увлажнению, а влажный с прохладной весной 1969 г. стал годом пышного развития многолетников *Dianthus darvazicus*, *Scariola orientalis*, *Silene pamirensis*, величина надземной продукции которых увеличилась вдвое по сравнению с другими годами наблюдений. В этом же году максимальную продукцию имели злаки-эфемеры [3] *Boissiera squarrosa*, *Anisantha tectorum*, *Bromus danthoniae*, составляющие в июне 12% от общей продукции, а также однолетник *Polygonum polycnemoides* (6% от общей продукции). На 1 м^2 насчитывалось до 60 особей этого растения. Весна 1970 г., в противоположность весне 1969 г., была очень ранней и теплой, что обусловило бурное развитие эфемероидов *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa*. У первого из них надземная масса возросла по сравнению с предыдущими годами в 2—3.5 раза, у второго — в 4—10 раз и в мае составила 39.5 г/м^2, или 0.4 т/га, т. е. 83% от всей продукции (табл. 3). В это время был отмечен первый (весенний) максимум однолетней надземной массы эфемероидно-ваханскополынной ассоциации (47.2 г/м^2).

Весна 1970 г. благоприятствовала также интенсивному развитию надземной массы *Polygonum paronychioides*. В мае—июне его продукция была в 2—3 раза выше, чем в другие годы. В большом количестве появился мелкий однолетник *Logfia arvensis*, фитомасса которого составила в мае 20% всей продукции на участке эфемерово-горцово-ваханскополынной ассоциации. На 1 м^2 насчитывалось в среднем 130 особей этого вида, а их высота вместо обычных 2—3 см

---

[3] Интересно отметить, что сухие семена злаков-эфемеров и *Polygonum polycnemoides* в значительных количествах заготовляются муравьями. Так, 1 августа у входа в подземное жилище муравьев нами было обнаружено 38 г семян этих растений; 24 августа на этом же месте муравьи заготовили еще 22 г семян; в третий раз, 6 октября, здесь снова оказалось 35 г семян. Нередко в разных частях участка встречались и сами «заготовители», переносящие семена.

ТАБЛИЦА 3

Продукция однолетней массы в эфемероидно-ваханскополынной ассоциации (г/м² возд.-сух. массы, среднее на 10 м²)

Растения	Май					Июнь					Июль			
	1966	1967	1968	1969	1970	1966	1967	1968	1969	1970	1966	1967	1968	1969
	дата учета													
	10	15	25	15	20	10	20	10	15	10	10	10	10	10
Artemisia vachanica,	5.2	4.5	3.6	5.2	1.2	25.4	13.5	5.0	6.3	3.9	34.1	12.7	8.9	9.3
В том числе														
генеративные побеги	—	—	0.1	0.2	—	11.9	4.2	0.5	0.3	0.1	18.7	6.6	1.3	1.0
вегетативные побеги	2.1	1.7	0.3	0.9	0.1	7.8	7.2	0.8	0.6	0.1	10.6	4.8	1.5	0.8
листья	3.1	2.8	3.2	4.1	1.1	5.6	2.1	3.7	5.4	3.7	4.8	1.3	6.1	7.4
Carex pachystylis	0.1	5.2	10.0	9.2	18.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa bulbosa	4.2	1.2	5.2	2.2	21.0	1.1	—	—	0.7	—	—	—	—	—
Dianthus darvazicus	0.1	0.4	1.3	5.3	2.5	2.9	3.7	2.6	6.3	3.1	4.1	3.3	3.4	6.2
Scariola orientalis	0.3	0.3	0.6	1.6	0.4	1.2	0.9	0.8	1.2	1.6	3.0	1.2	2.0	3.4
Silene pamirensis	0.3	0.9	1.1	1.9	0.6	0.6	0.1	0.1	0.8	0.8	2.9	1.2	1.4	5.8
Polygonum paronychioides	0.1	0.2	0.8	3.4	0.2	0.5	0.1	0.5	1.0	0.9	0.9	—	0.3	1.3
Handelia trichophylla	0.2	0.2	0.8	1.2	2.0	—	—	0.1	0.1	0.2	—	—	—	—
Stipa badachschanica	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.5	0.3	0.3	0.4	0.6	0.6	0.1	0.2	0.3
Leptorhabdos micrantha	—	—	0.1	0.6	—	0.1	—	—	0.3	—	—	—	—	0.1
Rosularia glabra	—	—	—	—	—	0.3	0.3	0.2	0.3	—	0.2	0.1	0.1	0.2
Delphinium batalinii	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	—	0.1	—	—	0.3
Chondrilla canescens	—	—	0.1	—	0.1	—	—	—	—	0.1	0.2	0.1	—	0.1
Kochia prostrata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	—	—	—
Lindelophia macrostyla	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Остальные	0.2	—	0.1	0.1	0.3	—	—	—	0.1	—	—	—	—	0.1
Всего продукции . .	20.2	13.3	24.1	31.1	47.2	32.6	18.9	9.6	17.6	10.9	46.3	18.7	16.3	27.0

Таблица 3 (*продолжение*)

Растения	Июль	Август				Сентябрь				Октябрь			
	1970	1966	1967	1968	1969	1966	1967	1968	1969	1966	1967	1968	1969
	дата учета												
	10	10	10	10	10	12	15	10	12	10	10	10	10
Artemisia vachanica,	8.4	35.2	14.1	13.3	12.5	22.7	8.9	10.8	13.2	18.6	8.6	8.0	10.5
В том числе													
генеративные побеги	0.4	23.4	6.7	1.6	2.8	13.3	1.5	0.8	2.5	11.1	2.0	1.1	1.6
вегетативные побеги	0.9	9.4	6.7	3.4	1.9	7.4	7.0	2.5	2.5	6.5	6.4	1.5	2.6
листья	7.1	2.4	0.7	8.3	7.8	2.0	0.4	7.5	8.2	1.0	0.2	5.4	6.3
Carex pachystylis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa bulbosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dianthus darvazicus	2.7	2.8	2.2	3.1	5.7	0.2	5.7	4.9	8.3	3.1	3.2	2.6	—
Scariola orientalis	4.8	0.8	0.8	1.4	2.1	1.3	1.2	1.4	2.0	0.9	1.8	2.0	2.15
Silene pamirensis	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polygonum paronychioides	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
Handelia trichophylla	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stipa badachschanica	0.3	—	0.1	—	0.1	—	—	0.1	0.1	—	—	—	0.1
Leptorhabdos micrantha	—	0.2	—	—	0.1	—	—	—	0.1	—	—	0.1	—
Rosularia glabra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Delphinium batalinii	—	—	—	—	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—
Chondrilla canescens	0.1	—	—	—	—	—	—	—	—	0.3	—	0.4	0.6
Kochia prostrata	—	—	—	—	—	0.4	—	0.4	0.6	—	—	—	—
Lindelophia macrostyla	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Остальные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	—	—
Всего продукции . .	16.4	39.0	17.3	17.8	20.6	30.6	15.8	17.6	24.3	22.9	14.1	13.1	13.3

А Г

Б Д

В Е

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Горизонтальная проекция крон растений эфемероидно-ваханскополынной ассоциации по сплошному покрову из *Carex pachystylis*.

1 — *Artemisia vachanica*, 2 — *Stipa caucasica*, 3 — *Ephedra persica*, 4 — *Handelia trichophylla*, 5 — *Delphinium batalinii*, 6 — *Polygonum paronychioides*, 7 — *Gagea hissarica*, 8 — *Gentiana olivieri*, 9 — *Poa bactriana*, 10 — *Rochedia rectipes*, 11 — *Polygonum polycnemoides*, 12 — *Veronica tenuissima*, 13 — *Artemisia vachanica* (всходы), 14 — *Ceratocephala falcata*, 15 — *Dichoglottis alsinoides*, 16 — *Leptorhabdos micrantha*, 17 — *Poa bulbosa*, 18 — *Logfia arvensis*, 19 — *Cynoglossum glochidiatum*.
Годы наблюдений: *А* — 1965, *Б* — 1966, *В* — 1967, *Г* — 1968, *Д* — 1969, *Е* — 1970.

достигла 7—8. За счет появления большого количества молодых растений в несколько раз увеличился вес надземной массы *Handelia trichophylla*.

Вследствие мощного развития эфемероидов и перехвата ими влаги полынь ваханская в 1970 г. была развита слабее и ее продуктивность оказалась ниже. Единично росли особи *Polygonum polycnemoides*, массовое размножение которого отмечалось в 1966—1969 гг.

На участке эфемероидно-ваханскополынной ассоциации наблюдения за изменчивостью видового состава и количественного соотношения видов вели также с помощью зарисовки горизонтальной проекции крон растений на постоянных квадратах (см. рисунок).[4]

Наблюдения позволили выявить следующие особенности погодичной динамики растительного покрова.

В годы с влажным зимне-весенним периодом (1965, 1966, 1969) заметно возрастают количество и высота генеративных побегов полыни ваханской; в развитии вегетативных побегов наблюдается обратная закономерность: их количество увеличивается в средние по влажности (1967) и засушливые (1968) годы, когда генеративные побеги развиты слабее (табл. 4).

---

[4] В связи с тем, что осочка насчитывает сотни особей на 1 м², на рисунке она не обозначена. Подразумевается ее сплошное равномерное покрытие площади квадратов; по нашим подсчетам, количество особей осочки по годам колебалось от 500 до 700 на 1 м².

Однолетние растения *Dichoglottis alsinoides*, *Ceratocephala falcata*, *Polygonum polycnemoides*, *Logfia arvensis* массово размножаются только во влажные годы. В обычные годы они единичны или совсем не появляются, что связано, по-видимому, с наличием покрова из *Carex pachystylis*, иссушающей верхние слои почвы. Так, *Logfia arvensis* совершенно не отмечен на квадратах в 1965, 1967 и 1968 гг., в то время как в 1966, 1969 и 1970 гг. на 1 м² насчитывалось около 40 особей (см. рисунок). В 1966 г. был обилен *Polygonum polycnemoides* (около 37 особей на 1 м²). Массовое размножение *Dichoglottis alsinoides* отмечено в 1970 г. (45 особей на 1 м²). В этом же году появилось большое количество молодых растений *Handelia trichophylla*, которые первые 3—4 года формируют розетку прикорневых листьев, а на 4—5 годы вступают в генеративную фазу.

ТАБЛИЦА 4

Число и вес (г/м²) генеративных побегов *Artemisia vachanica* в эфемероидно-ваханскополынной ассоциации в разные годы

Год	Число побегов	Вес побегов
1965	469	233
1966	510	232
1967	136	53.0
1968	101	39.0
1969	142	66.4

Ежегодный подсчет на постоянных площадках показал, что в полынных пустынях Западного Памира наблюдается относительное постоянство числа особей многолетних растений на определенной площади — закономерность, ранее известная для равнинных пустынь и обусловленная, по-видимому, ограниченным запасом влаги в почве.

ЛИТЕРАТУРА

Иконников С. С. (1979). Определитель высших растений Бадахшана. Л., Наука. — Кутеминский В. Я., Леонтьева Р. С. (1966). Почвы Таджикистана, 1. Душанбе, Ирфон. — Русяева Г. Г. (1974). Динамика пустынной растительности Западного Памира. В кн.: Проблемы ботаники, 12. Л., Наука. — Сабоиев С. С. (1979). Биологическая продуктивность полынников Западного Памира. В кн.: Проблемы ботаники, 14. Л., Наука.

Ильменский государственный заповедник им. В. И. Ленина
УНЦ АН СССР,
Миасс.

Получено 13 I 1981.

УДК 581.331.2 : 56.02/.07

Е. Н. Ананова

ПЕРВАЯ НАХОДКА ИСКОПАЕМОЙ ПЫЛЬЦЫ РОДА *CAESALPINIA* (*CAESALPINIACEAE*) В ЕВРОПЕ

E. N. ANANOVA, THE FIRST FINDING OF FOSSIL POLLEN OF THE GENUS *CAESALPINIA* (*CAESALPINIACEAE*) IN EUROPE

На основании изучения пыльцы, найденной в позднесарматских отложениях Керченского п-ова, описан ископаемый вид рода *Caesalpinia*. Это первая находка ископаемой пыльцы цезальпинии в СССР, а также в Западной и Южной Европе.

Обнажение Коп-Такыл-1, расположенное на северном крыле коптакыльской антиклинали в юго-восточной части Керченского п-ова (рис. 1), является опорным разрезом сарматского яруса. Все три подъяруса здесь надежно датированы фауной моллюсков (определения Л. С. Белокрыса и Н. П. Парамоновой). В частности, в отложениях позднего сармата встречается *Mactra caspia* Eichw. Именно в этих отложениях мы нашли единичные, но морфологически очень выразительные пыльцевые зерна, несомненно относящиеся к сем. *Caesalpiniaceae*.[1] На ос-

[1] На самостоятельность сем. *Caesalpiniaceae* указывает А. Л. Тахтаджян (1966); другие исследователи (Vidal, Thol, 1976; Robertson, Lee, 1976) рассматривают его лишь как подсемейство сем. *Leguminosae*.

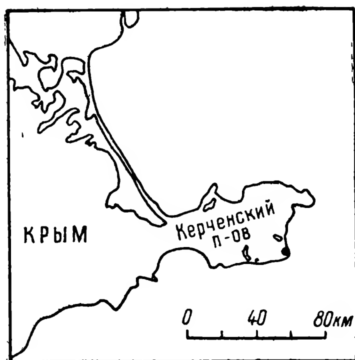


Рис. 1. Местоположение обнажения Коп-Такыл-1 (*черная точка*).

новании работ главным образом зарубежных исследователей, посвященных морфологии пыльцы цезальпиниевых, мы достаточно уверенно относим обнаруженные ископаемые формы к трибе *Caesalpinieae*, которая хорошо отличается по морфологическим особенностям пыльцы от других триб семейства цезальпиниевых. При попытке определения рода по ископаемой пыльце мы встретились с гораздо большими трудностями, так как по основным морфологическим признакам выявилось большое ее сходство с пыльцой нескольких современных родов: *Caesalpinia*, *Mezoneuron*, *Guilandina* и *Poinciana* (Selling, 1947; Tsukada, 1963). Однако в последние годы после ревизии ряда родов трибы *Caesalpinieae* наметилась тенденция к более широкому пониманию объема рода *Caesalpinia*. Систематики, например, установили, что род *Mezoneuron* не может возводиться в ранг самостоятельного рода. T. Hattink (1974) рассматривает его в объеме рода *Caesalpinia* L. J. Vidal и S. Thol (1976) считают, что *Mezoneuron* является подродом рода *Caesalpinia*. К роду *Caesalpinia* последние авторы относят *Poinciana*, *Poincianella*, *Guilandina*, ранее считавшиеся самостоятельными родами. Обсуждается в литературе и самостоятельность рода *Hoffmannseggia* (Brummitt, Ross, 1974). В последние годы систематики произвели ревизию ряда родов семейства цезальпиниевых, например рода *Pterolobium* (Vidal, Thol, 1974), рода *Gymnocladus* (Lee, 1976), азиатских видов рода *Caesalpinia* (Vidal, Thol, 1976) и др. Таким образом, к систематике цезальпиниевых исследователи до сих пор проявляют большой интерес, используя в своих построениях накопленные к настоящему времени обширные материалы по изучению морфологии пыльцы.

Выявленные нами особенности ископаемых пыльцевых зерен, такие как маргокольпоратный [2] план строения, рисунок скульптуры экзины, характер апертуры, соотношение ширины мезокольпиумов и маргокольпиумов и другие, позволили довести определение до рода *Caesalpinia*.

Род *Caesalpinia* является пантропическим, хотя отдельные его виды произрастают в субтропиках и даже областях с умеренно теплым климатом. В зависимости от понимания объема рода число входящих в него видов колеблется: по K. Robertson и V. Lee (1976) их 60—180.

Виды рода *Caesalpinia* отличаются по экологии. Некоторые из них произрастают в постоянно влажных условиях дождевых лесов Юго-Восточной Азии, тогда как другие предпочитают сухие песчаные почвы и входят в состав зарослей кустарников на светлых опушках леса или встречаются на открытых ландшафтах на юго-западе Северной, Центральной и Южной Америки, в некоторых районах Юго-Восточной Азии. Есть виды, поселяющиеся на морских побережьях и растущие высоко в горах.

В ископаемом состоянии пыльца рода *Caesalpinia* в пределах СССР найдена нами впервые. Не известна она также для Западной и Южной Европы. По отпечаткам листьев цезальпиния уже была определена в неогене Закавказья. Так, И. В. Палибин (1939) указывал на наличие цезальпинии в сармате Армении, а А. А. Колаковский (1957) — в плиоцене Абхазии. Правда, И. А. Ильинская (1963 : 534) полагает, что «эти определения основаны на материале, не содержащем достаточных признаков для определения рода». В свете находок нами ископаемой пыльцы представляется вполне вероятным произрастание цезальпинии в позднем миоцене Крымско-Кавказской области.

Ниже приводится описание пыльцы ископаемого вида цезальпинии.

[2] Термин margocolporate введен M. Tsukada (1963) при описании морфологии пыльцы цезальпиниевых.

Семейство *Caesalpiniaceae*

Род *Caesalpinia* L. 1753

Caesalpinia neogenica Ananova sp. nov.
(рис. 2, *1*—*7* — см. вклейку)

Голотип: рис. 2, *1*, *2*, препарат 5626, обнажение Коп-Такыл-1, Керченский п-ов, Крым, верхний сармат (N_1^3 S_3).

Описание. Пыльцевые зерна изополярные, 3-маргокольпоратные, треугольно-округлые, до почти округлых в полярной проекции, с экваториальным диаметром 57—60 мкм. Маргокольпиумы длинные, не соединяющиеся у полюсов, заканчиваются клиновидно, в экваториальной части широкие — 28—30 мкм, с короткими, около 12 мкм, и узкими, около 2.0 мкм, бороздками и орами 8.0×4.0 мкм. Скульптура маргокольпиумов колумеллярная, колумеллы цилиндрические, диам. 0.5—0.6 мкм, густо расположены, высота их увеличивается от 2.0 мкм у краев маргокольпиумов до 3.0 мкм у апертуры, апокольпиум 6.0—8.0 мкм. Мезокольпиумы на экваторе 30—32 мкм шир., постепенно суживаются к полюсам, экзина одинаковой толщины, около 3.0 мкм, эктэкзина примерно в 2 раза толще эндэкзины, на границе с маргокольпиумами утолщена, образует уплотненную оторочку. Скульптура мезокольпиумов отчетливо сетчатая, ячеи полигональной формы, 2.0—2.5 мкм в диам., стенки ячей узкие, образованы близко расположенными друг к другу в один ряд столбиками с более или менее округлыми головками диаметром около 1.0 мкм. Цвет пыльцевых зерен желтый.

Материал. Три пыльцевых зерна в полярной проекции.

Сравнение. Поскольку ископаемой пыльцы цезальпинии ни в СССР, ни в соседних странах обнаружено не было, мы могли лишь попытаться сравнить ископаемую пыльцу с пыльцой современных видов, описанной в литературе.

Наличие прекрасно выполненных микрофотографий, описаний и ключей для определения родов трибы *Caesalpinieae* и видов рода *Caesalpinia* (Selling, 1947; Ikuse, 1956; Wang et al., 1960; Tsukada, 1963; Shimakura, 1973; Vidal, Thol, 1976, и др.) позволило установить, что ископаемый вид имеет наибольшее сходство с двумя восточноазиатскими видами цезальпинии: *Caesalpinia decapetala* (Roth) Aiston и *C. crista* L.

Caesalpinia decapetala, так же как и *C. crista*, характерна для азиатских тропиков (Vidal, Thol, 1976). *C. crista* — лиана, заходит в Японию до о. Риу-Киу и произрастает на песках берегов рек, а также на меловых и известняковых породах, не поднимается выше 350 м над ур. м. *C. decapetala* заходит в районы с умеренным климатом (Япония, п-ов Корея) и достигает в горах высоты 1000—1700 м над ур. м. Это лиана или кустарник, растет в зарослях других кустарников по опушкам леса или на открытых ландшафтах в условиях сухих местообитаний.

Микрофотографии (рис. 2) выполнены автором на световом микроскопе МБИ-6 с иммерсионным объективом ×60 и фотоокуляром ×10.

Автор выражает благодарность Л. С. Белокрысу за предоставление для палинологических исследований интересной коллекции образцов пород опорного разреза сарматского яруса.

ЛИТЕРАТУРА

Ильинская И. А. (1963). Семейство *Caesalpiniaceae* A. Br. В кн.: Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М., Гос. науч.-техн. изд. лит. по геол. и охране недр. — Колаковский А. А. (1957). Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара). Тр. Сухум. бот. сада, 10. — Палибин И. В. (1939). Материалы к третичной флоре Армении. В кн.: Президенту АН СССР академику Вл. Л. Комарову. Л., Изд. АН СССР. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Brummitt R. K., Ross J. H. (1974). The African species of *Hoffmannseggia* (*Leguminosae—Caesalpinioideae*). Kew Bul., 29, 2. — Hattink T. A. (1974). The revision of Malesian *Caesalpinia*, including *Mezoneuron* (*Leguminosae—Caesalpiniaceae*). Reinwardtia, 9. 1. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. Tokyo. — Lee V. T. (1976). The genus *Gymnocladus* and its tropical affinity. J. Arn. Arbor., 57, 1. — Robertson K. R., Lee V. T. (1976). The genera of *Caesalpinioideae* (*Leguminosae*) in the Southern United Sta-

tes. J. Arn. Arbor., 57, 1. — S h i m a k u r a M. (1973). Palynomorphs of Japanese plants. Spec. Publ. Osaka Mus. Nat. Hist., 546. Osaka. — S e l l i n g O. (1947). Studies in Hawaiian pollen statistics. II. Pollen of the Hawaiian phanerogams. Bernice Bishop. Mus. Spec. Publ., 37. Gotheborg. — T s u k a d a M. (1963). Pollen morphology and identification. I. *Eucaesalpiniaceae*. Pollen et Spores, 5, 2. — V i d a l J. E., T h o l S. H. (1974). Revision du genre *Pterolobium*. Bul. Mus. Nat. d'Hist. Natur., 3, 227. — V i d a l J. E., T h o l S. H. (1976). Revision des *Caesalpinia* asiatiques. Bul. Mus. Nat. d'Hist. Natur., 3, 395. — W a n g F. H., C h i e n N. F., C h z a n g T. T. (1960). Pollen morphology of Chinese plants. Peking.

Ленинградский государственный университет. Получено 3 VII 1979.

УДК 582.948.25

Э. В. Мелинг

ПОЛОЖЕНИЕ *SOLENANTHUS TURKESTANICUS* (*BORAGINACEAE*) В СИСТЕМЕ РОДА

E. V. M E L I N G. THE POSITION OF *SOLENANTHUS TURKESTANICUS* (*BORAGINACEAE*) IN THE SYSTEM OF THE GENUS

Приводятся результаты сравнительного анатомо-морфологического исследования видов рода *Solenanthus*, которые свидетельствуют о большом своеобразии строения цветка и плода у *S. turkestanicus* и подтверждают правильность выделения Э. Регелем этого вида в состав особого рода *Kuschakewiczia*.

В 1878 г. Э. Л. Регель и С. М. Смирнов (Regel, 1878) описали новый род сем. *Boraginaceae* — *Kuschakewiczia* Regel et Smirn. в составе одного вида *K. turkestanica* Regel et Smirn. По мнению авторов, описанный род наиболее близок к роду *Solenanthus* Ledeb., но отличается от него прикреплением тычинок в зеве, а не в средней части венчика и ниже, а также отсутствием на передней стороне орешков площадочки или диска (areola), которая имеется у видов рода *Solenanthus*.

Указанные Регелем и Смирновым отличительные признаки В. И. Липский (1904) счел недостаточными для выделения самостоятельного рода и перенес его единственный вид в род *Solenanthus* под названием *S. kuschakewiczi* Lipsky. С таким перемещением этого вида вполне согласился Н. И. Кузнецов (1913), но при этом отметил, что Липский дал неправильное название растению. Согласно правилам номенклатуры, вид следует называть *S. turkestanicus* (Regel et Smirn.) Kusn. Под этим названием вид встречается в работах Б. А. Федченко (1915), К. З. Закирова (1941), М. Г. Попова (1953), H. Riedl (1967). В работах же известных монографов сем. *Boraginaceae*, например M. Gürke (1897), A. Brand (1921), а также в работе S. Kitamura (1960), род *Kuschakewiczia* сохраняется в качестве самостоятельного.

Мы рассмотрим здесь не только род *Solenanthus*, но и близкие к нему роды *Trachelanthus* G. Kunze и *Lindelofia* Lehm., так как признаки строения цветков и плодов показывают яркую картину дифференциации этих родов. Все эти роды включают виды, произрастающие в горных районах Средиземноморской и Центральноазиатской областей; всего насчитывается около 46 видов, из них 18 встречаются в СССР.

В процессе сравнительного анатомо-морфологического исследования видов родов *Trachelanthus*, *Solenanthus*, *Lindelofia*, произрастающих на территории СССР, обнаружено, что *Solenanthus turkestanicus* имеет некоторые общие анатомические и морфологические черты с видами рода *Solenanthus*, но в то же время и отличается от них целым рядом признаков, особенно в строении генеративных органов.

Чтобы представить своеобразие строения цветка *S. turkestanicus*, необходимо дать характеристику цветкам всех трех рассматриваемых родов. У видов рода *Lindelofia* цветки имеют воронковидный или почти трубчатый венчик, зубцы которого короткие и широкие (длина их больше ширины не более чем в 2 раза), обратнояйцевидной формы или округлые. Тычинки не выставляются за пределы

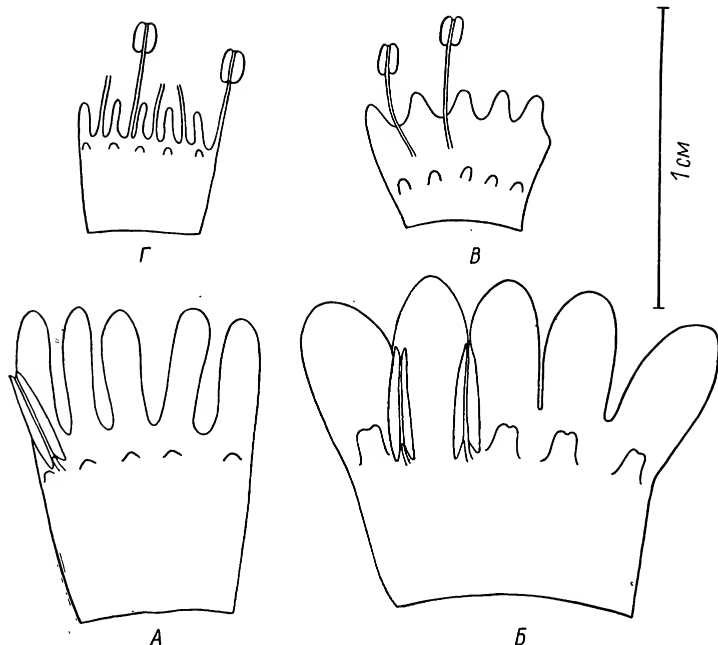


Рис. 1. Строение цветка *Trachelanthus hissaricus* (*А*), *Lindelofia stylosa* (*Б*), *Solenanthus hirsutus* (*В*) и *S. turkestanicus* (*Г*).

венчика и прикрепляются в верхней половине его трубки, пыльники длиннее короткой тычиночной нити (рис. 1, *Б*). Род *Trachelanthus* обнаруживает сходство с родом *Lindelofia* в строении и положении тычинок, но венчик у этого рода всегда трубчатый, с узкими длинными зубцами (длина их больше ширины в 3—4 раза), продолговатой или ланцетной формы (рис. 1, *А*). Род *Solenanthus* имеет цветки обычно от 3 до 8 мм длиной, с трубчатым, трубчато-колокольчатым или воронковидным венчиком, зубцы которого короткие, широкие и могут быть различны по форме (трапециевидные, треугольные, обратнояйцевидные и др.). Тычинки в разной степени выставляются из венчика и имеют тычиночную нить более длинную, чем пыльник. Они прикрепляются на разных уровнях венчика, но никогда не срастаются с ним полностью и не прикрепляются между основаниями зубцов, а всегда ниже их (рис. 1, *В*). *S. turkestanicus* имеет венчик трубчатый, всего около 4 мм длиной с сильно выдающимися из него тычинками, но в отличие от других видов рода *Solenanthus* тычинки прикрепляются высоко, между основаниями зубцов венчика. Кроме того, венчик имеет длинные, узкие зубцы, что не свойственно другим видам рода (рис. 1, *Г*). Об этом свойстве венчика *S. turkestanicus* Липский (1904 : 183) пишет: он «с очень мелкими довольно узкими почти линейными заостренными долями», и добавляет, что на сухих экземплярах доли часто завернуты внутрь. Видимо, пренебрежение этим свойством и ведет к ошибкам в описании зубцов, они часто толкуются как короткие. Липский, отмечая, что зубцы у этого вида длинные и узкие, не выделяет эту особенность как отличительную. Между тем по характеру зубцов *S. turkestanicus* легко отличается от всех других видов рода *Solenanthus*, так же как виды рода *Trachelanthus* по этому признаку хорошо отличаются от видов рода *Lindelofia*, имеющих цветки, сходные с ним по многим другим признакам. Попов, поддерживая правильность выделения рода *Trachelanthus*, отмечает, что этот род отличается от рода *Lindelofia* «почти прямостоячими и удлиненными лопастями желтого венчика» (Попов, 1953 : 620), но для *S. turkestanicus* эти же особенности ни Липский, ни Попов не принимают во внимание.

Таким образом, *S. turkestanicus* характеризуется признаками в строении цветка, сходными с таковыми как у видов рода *Solenanthus* (небольшие размеры, трубчатая форма венчика, выдающиеся из венчика тычинки), так и с видами рода *Trachelanthus* (длинные, узкие зубцы трубчатого венчика, его палевая окраска).

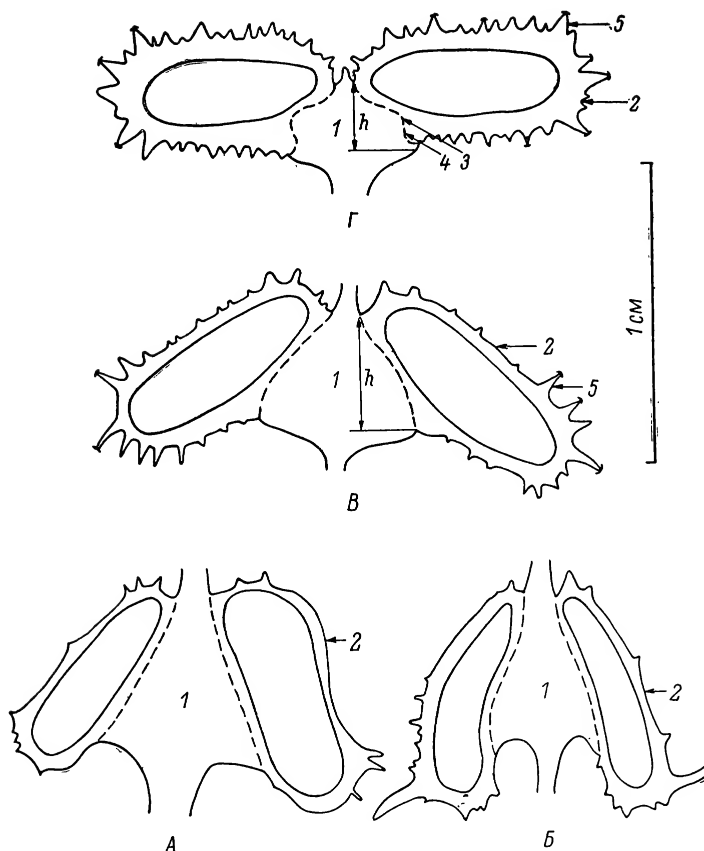


Рис. 2. Поперечные срезы плода и гинобазиса (схематичное изображение) *Trachelanthus hissaricus* (*А*), *Lindelofia pterocarpa* (*Б*), *Solenanthus plantaginifolius* (*В*) и *S. turkestanicus* (*Г*).

1 — гинобазис, 2 — орешек, 3 — линия соединения орешка и гинобазиса (площадка прикрепления), 4 — валик, 5 — шип.

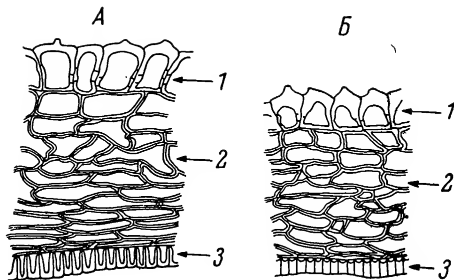
Однако в строении цветка имеется и черта, не обнаруженная у других видов сравниваемых здесь родов, это — высокое прикрепление тычинок между лопастями венчика. Все сказанное свидетельствует о большом своеобразии строения цветка у этого вида, отличающего его от других видов рода *Solenanthus*.

Интересные особенности обнаружены и в строении плода *S. turkestanicus*. Виды всех рассматриваемых родов, и *S. turkestanicus* в том числе, характеризуются разрастанием гинобазиса, приобретающего по мере развития плода форму пирамиды. Степень этого разрастания, которая бывает неодинаковой у рассматриваемых родов, удобно выражать или характеризовать посредством высоты гинобазиса (рис. 2). Высота гинобазиса хотя и колеблется у видов родов *Trachelanthus*, *Solenanthus* и *Lindelofia*, но сохраняется в пределах от 4 до 6 мм, в то время как у *S. turkestanicus* она не превышает 2—2.5 мм. Сокращение гинобазиса приводит к уменьшению размеров площадки прикрепления. Однако при этих изменениях величина орешка, как следовало бы ожидать, не уменьшается. Площадка прикрепления у *S. turkestanicus* занимает лишь пятую часть брюшной поверхности орешка, в то время как у других видов рода *Solenanthus* она занимает половину или треть брюшной его части. Столь малыми абсолютными и относительными размерами площадки прикрепления *S. turkestanicus* сильно отличается от других видов рода *Solenanthus*.

Но самым интересным является то, что наблюдаемое сокращение размеров гинобазиса и площадки прикрепления приводит к изменению характера прикрепления орешков на гинобазисе. Особенности соединения орешков и гинобазиса хорошо демонстрируют продольные срезы через центр плода и гинобазиса (рис. 2). Из рисунка видно, что у всех видов названных родов (рис. 2, *А*, *Б*, *В*), кроме *S. turkestanicus* (рис. 2, *Г*), линия соединения орешков и гинобазиса длин-

Рис. 3. Строение околоплодника *Solenanthus turkestanicus* (*А*), *S. circinatus* (*Б*).

1 — экзокарп, *2* — мезокарп, *3* — эндокарп.



ная и прямая, нет никаких специальных приспособлений для удержания орешков, которое обеспечивается в данном случае лишь за счет значительной площади контакта. Удержание же орешков *S. turkestanicus* при небольшой высоте гинобазиса обеспечивается иначе. Здесь возникает очень своеобразная форма соединения орешков и гинобазиса. Это соединение у *S. turkestanicus* происходит как бы по типу зубчатого сцепления (рис. 2, *Г*). Гинобазис в своей средней части приобретает зубцевидно-выпуклую форму, а орешек со своей стороны, во-первых, образует соответствующее углубление в площадке прикрепления, во-вторых, имеет небольшой кольцевой валик по краю площадки прикрепления, который входит в углубление гинобазиса в его нижней части (рис. 2, *Г*, *4*).

Таким образом, наблюдаемое у этого вида значительное сокращение высоты гинобазиса сопровождается такими изменениями в его форме и в форме площадки прикрепления, которые можно рассматривать уже как специальное приспособление для удержания крупных орешков до момента их созревания при малой высоте гинобазиса.

Кроме того, *S. turkestanicus* имеет еще и анатомические отличия в строении околоплодника от видов родов *Solenanthus*, *Trachelanthus* и *Lindelofia*.

Для всех исследуемых родов характерно развитие в околоплоднике трех слоев: экзокарпа, мезокарпа и эндокарпа (рис. 3). Экзокарп образован клетками наружной эпидермы, стенки которых по мере созревания плода сильно утолщаются и затем минерализуются. Мезокарп образован либо тонкостенными клетками, либо клетками, имеющими слегка утолщенные и минерализованные оболочки. Эндокарп состоит из клеток внутренней эпидермы с U-образно утолщающимися и одревесневающими оболочками. У *S. turkestanicus* боковые и внутренние стенки клеток эндокарпа утолщаются обычно в одинаковой и незначительной степени (рис. 3, *А*), сохраняя вполне U-образную форму. Полость клетки прямоугольная или воронковидной формы. У видов же родов *Solenanthus*, *Trachelanthus* и *Lindelofia* такое утолщение имеют только молодые орешки. По мере созревания внутренняя стенка сильно утолщается, так что полость клетки остается в виде небольшого округлого, иногда почти незаметного мениска (рис. 3, *Б*). Таким образом, *S. turkestanicus* отличается по внутреннему строению околоплодника не только от рода *Solenanthus*, но и от других родов этой группы.

Далее необходимо сказать, что Липский (1904), относя *Kuschakewiczia turkestanica* к роду *Solenanthus*, пишет, что плоды у него такие же, как у *S. lanatus* DC. С этим нельзя согласиться, так как плоды *S. lanatus* имеют на спинной стороне окаймленный сливающимися основаниями шипов диск, которого нет у *S. turkestanicus*. Кроме того, у *S. lanatus* орешки имеют обычную для всех крупную площадку прикрепления, на которой нет специальных приспособлений для удержания орешков, формирующихся у *S. turkestanicus*. Следует отметить, что нет их и у *S. plantaginifolius* Lipsky (рис. 2, *В*), который Попов относит в одну секцию *Kuschakewiczia* (Regel et Smirn.) Zak. с *S. turkestanicus*, обращая при этом особое внимание на сходство шипов, покрывающих орешки у этих видов. Но следует заметить, что у *S. turkestanicus* шипы густо покрывают орешек и соприкасаются своими основаниями почти по всей его поверхности, тогда как у *S. plantaginifolius* шипы более редки и у него уже выделяется, хотя и не всегда отчетливо, окаймляющий ряд шипов по краю диска, характерный для рода *Solenanthus*. Кроме того, шипы различаются и по форме: у *S. turkestanicus* они толстые и резко суженные на верхушке, а у *S. plantaginifolius* шипы постепенно сужаются к верхушке, как и у всех других рассматриваемых видов (рис. 2).

Итак, растение, описанное как *Kuschakewiczia turkestanica* и отнесенное Кузнецовым к роду *Solenanthus* под именем *S. turkestanicus*, от видов рода *Solenanthus* отличается следующими признаками: 1) узкими, длинными зубцами

венчика; 2) прикреплением тычинок между зубцами венчика; 3) значительным сокращением высоты гинобазиса; 4) своеобразной и очень специальной формой соединения орешков и гинобазиса по типу зубчатого сцепления; 5) слабым развитием утолщения стенок эндокарпа.

Обнаруженные у *S. turkestanicus* особенности строения цветка и плода, отличающие этот вид не только от видов рода *Solenanthus*, но и от родов *Trachelanthus* и *Lindelofia*, являются весьма существенными и заставляют признать правильность выделения Регелем и Смирновым рода *Kuschakewiczia* как вполне самостоятельного.

ЛИТЕРАТУРА

Закиров К. З. (1941). Материалы к флоре Зеравшана. Сем. бурачниковые. Тр. Узб. гос. унив., биология, 15. — Кузнецов Н. И. (1913). *Solenanthus*. В кн.: Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. Материалы для флоры Кавказа, 37. Юрьев. — Липский В. И. (1904). Материалы для флоры Средней Азии. Тр. Петерб. бот. сада, 23. 1. — Попов М. Г. (1953). *Boraginaceae*. В кн.: Флора СССР, 19. М.; Л. Изд. АН СССР. — Федченко Б. А. (1915). Растительность Туркестана. Пгр. — Brand A. (1921). *Borraginaceae—Borraginoideae—Cynoglosseae*. In: Engler A. Das Pflanzenreich, 4. Leipzig. — Gürke M. (1897). *Boraginaceae*. In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 4. 3a. Leipzig. — Kitamura S. (1960). Flora of Afghanistan. Kyoto univ. — Regel E. (1878). Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. Тр. Петерб. бот. сада, 5, 2. — Riedl H. (1967). *Boraginaceae*. In: Rechinger K. H. Flora Iranica, 48.

Нижнетагильский государственный педагогический институт.

Получено 12 II 1981.

УДК 582.675

В. Н. Стародубцев

ОБ *ANEMONE UMBROSA* S. L. (*RANUNCULACEAE*)

V. N. STARODUBTSEV. ON THE *ANEMONE UMBROSA* S. L. (*RANUNCULACEAE*)

В пределах вида *Anemone umbrosa* s. l. различаются три подвида: алтайский ssp. *umbrosa*, описанный нами из Приморья ssp. *extremiorientalis* и сахалинский ssp. *sciaphila*, для которого дается новая комбинация. Впервые определено хромосомное число 2n=32 у ssp. *sciaphila*. Приводятся оригинальные данные по хромосомному числу у ssp. *extremiorientalis* (2n=16).

C. A. Meyer в 1830 г. по материалу с Южного Алтая («Ad rivulum Gramatucham prope Riddersk») описал новый вид *Anemone umbrosa* C. A. Mey.[1] Растение это для Алтая оказалось достаточно редким, известным только на северовостоке Семипалатинской обл. В Сибири его нигде более не собирали, но сходные растения обнаружил в Приморье в верховьях р. Уссури еще в середине прошлого столетия К. И. Максимович. С этого времени, следуя авторитету Максимовича, полная тождественность уссурийских, а затем и маньчжурских растений с алтайской *A. umbrosa* традиционно принималась авторами различных сводок и «Флор» по дальневосточному региону, включая монографа рода *Anemone* L. E. Ulbrich (1906), а также автора его обработки для «Флоры СССР» Юзепчука (1937). Исключением здесь, пожалуй, является М. Г. Попов (1951), принявший сахалинскую форму *A. umbrosa* s. l., более резко отграниченную от типичной, алтайской формы этого последнего вида, за новый вид *A. sciaphila* M. Pop.

В ходе критической обработки дальневосточных представителей рода *Anemone* мы изучили гербарный материал из различных частей ареала *A. umbrosa* s. l., хранящийся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) (LE), Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA) и Сахалинского комплексного научно-исследовательского института

[1] Мы понимаем род *Anemone* L. широко, как и С. В. Юзепчук (1937), в его широком объеме.

ДВНЦ АН СССР (Южно-Сахалинск), и провели наблюдения в природе в Приморском крае и на Сахалине, где был собран материал для кариологического анализа. Фиксацию материала, изготовление временных давленых препаратов и их перевод в постоянные осуществляли по общепринятым методикам. Соответствующие цитологическим препаратам гербарные образцы переданы на хранение в Гербарий БИНа.

Полученные данные убедительно свидетельствуют о том, что *A. umbrosa* s. l. представлен тремя таксонами, которые, однако, по совокупности признаков еще не настолько резко отграничены друг от друга, чтобы можно было утверждать их видовую самостоятельность. Вместе с тем, учитывая их современную географическую изоляцию, достаточно четкие морфологические различия и кариологическую их обособленность по крайней мере на дальневосточном участке ареала мы принимаем эти таксоны в ранге подвидов в пределах одного вида *A. umbrosa* s. l.

A. umbrosa C. A. Mey. ssp. *umbrosa*. — *A. umbrosa* C. A. Mey. 1830, in Ledeb., Fl. Alt. 2 : 361; G. Pritz. 1841, Linnaea, 15 : 649; Ulbr. 1906, Bot. Jahrb. 37 : 227, p. p. quoad pl. alt.; Крыл. 1931, Фл. Зап. Сиб. 5 : 1158; Юз. 1937, Фл. СССР, 7 : 248, p. p. excl. pl. ussur.

L e c t o t y p u s: «In sylvis umbrosissimis an Gramatucham, 1826, n°79, legit C. Meyer et C. Ledebour» (LE!)

Обитает на каменистых склонах, в тени скал в лесном горном поясе. — Южный Алтай (северо-восток Семипалатинской обл.).

В Гербарии БИНа, кроме серии сборов из «locus classicus», имеется только один образец с этикеткой: «Казахская ССР, р. Черновая — приток Бухтармы, березово-пихтовый лес, 1931, Б. Шишкин и Г. Сушневич». П. Н. Крылов (1931) приводит этот вид также для окрестностей пос. Ульбинского и Зыряновского рудника. Возможно, что алтайская часть ареала *A. umbrosa* s. l. является реликтовой, сохранившейся здесь с третичного времени.

A. umbrosa C. A. Mey. ssp. extremiorientalis Starodub. ssp. nov. — *A. umbrosa* auct. non C. A. Mey.: Maxim. 1876, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 22 : 236; Nakai, 1909, Journ. Coll. Sci. Univ. Tokyo, 24 : 20; id. 1952, Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 31 : 26; Mori, 1922, Enum. Pl. Corea : 152; Ком. и Алис. 1931, Опред. раст. Дальневост. края, 1 : 539; Kitag. 1939, Lin. Fl. Mansh. : 214; id. 1979, Neo-Lin. Fl. Mansh. : 292; Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 205; он же, 1966, Опред. раст. Прим. Приам. : 187. — Rhizoma tenue, cylindricum, fuscescens, horizontaliter repens, ramificatum, internodiis elongatis. Folia radicalia solitaria, longe petiolata, trisecta, segmentis late rhomboideis, superne haud profunde incisis et grosse serratis, basi integerrimis, cuneatis, subsessilibus, lateralibus bilobatis. Folia involucralia petiolata, trisecta, segmentis ambitu rhombeo-lanceolatis, basi integerrimis, cuneatis, superne inciso-serratis, serris apice acutiusculis. Flos albus, perianthii phyllis 5(6). Ovaria densa albo-pilosa; styli glabri, recti.

T y p u s: Oriens Extremus, Primorje Meridionalis, «secus fluvium Li-Fudin, 21 V 1860, C. Maximowicz» (LE).

A f f i n i t a s. Ab *A. umbrosa* ssp. *umbrosa* laminis foliorum radicalium trisectis (non quinquesectis) et segmentis foliorum involucralium magis serrulatis differt; ab *A. umbrosa* ssp. *sciaphila* (M. Pop.) Starodub. internodiis rhizomatis elongatis et phyllis perianthii floris 5(6) non (5)6—7 differt.

A r e a g e o g r a p h i c a Oriens Extremus (Primorje Meridionalis); China Boreali-Orientalis, peninsula Korea.

Корневище тонкое, цилиндрическое, горизонтально ползучее, разветвленное, с удлиненными междоузлиями, светло-бурое. Прикорневые листья одиночные, на длинных черешках, трехрассеченные; сегменты их широкоромбические, в верхней части неглубоко надрезанные и крупнопильчатые, в основании цельнокрайные и клиновидные, почти сидячие, боковые — двулопастные. Листья обвертки на черешках, трехрассеченные, с сегментами в очертании ланцетно-ромбовидными, в верхней части надрезанно-пильчатыми, с островатыми на верхушке зубцами, в основании цельнокрайными, клиновидными. Цветок белый; листочков околоцветника 5(6). Завязи густо беловолосистые; столбики голые, прямые.

Т и п: Дальний Восток, Южное Приморье, «по реке Ли-Фудин, 21 V 1860, К. Максимович» (LE).

Р о д с т в о. От *A. umbrosa* ssp. *umbrosa* отличается трехрассеченными (а не пятирассеченными) пластинками прикорневых листьев и более мелкими зубчиками у сегментов листьев обвертки; от *A. umbrosa* ssp. *sciaphila* (M. Pop.) Starodub. — удлиненными междоузлиями корневища и цветком, имеющим 5(6), а не (5)6—7 листочков околоцветника.

Обычное на юге Приморья растение, предпочитающее южные осветленные склоны в дубняках или нередко в кедрово-широколиственных лесах. — Дальний Восток (Южное Приморье); Северо-Восточный Китай, п-ов Корея.

Вполне выдержанным признаком, отличающим этот подвид от типового, является всегда трехрассеченная пластинка прикорневых листьев. В остальном, несмотря на столь существенную дизъюнкцию ареала, алтайские и дальневосточные растения обнаруживают значительное сходство. Последнее обстоятельство и послужило основой для их полного отождествления в прошлом. Немаловажную роль при этом сыграло и то, что коллекторы, особенно в Приморье, зачастую ограничивались сбором только цветущих побегов растений, оставляя без внимания пространственно отделенные от них прикорневые листья.

Хромосомное число 2n=16 мы определили у трех популяций ssp. *extremiorientalis* из следующих местонахождений в Приморском крае: Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», №№ 5901—5905; Кавалеровский р-н, близ пос. Хрустальный, №№ 5906—5910; Лесозаводский р-н, близ пос. Шмаковка, №№ 5911—5915. Ранее это число приводилось для Приморья А. П. Соколовской, но без точного указания на происхождение исследованного материала.

A. umbrosa ssp. sciaphila (M. Pop.) Starodub. stat. nov. — *A. sciaphila* M. Pop. 1951, Бот. мат. (Ленинград), 14 : 141. — *A. yezoensis* (Miyabe) Koidz. 1917, Bot. Mag. Tokyo, 31 : 138, p. p. excl. typo; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 519, p. p. — *A. amurensis* auct. non Kom.: Miyabe et Miyake, 1915, Fl. Saghal.: 9; Sugawara, 1939, Fl. Saghal. 3 : 908. — *A. soyensis* auct. non Boissieu: Ворош. 1966, Фл. сов. Дальн. Вост. : 205.

Т и п: «Сахалин: в хвойной тайге, во множестве, 18 V 1948, цв., М. Попов» (LE!).

Обитает в хвойных и смешанных лесах, группами по мшистым местам. — Предгорья Сусунайского хребта, юг Сахалина.

Существуют достаточно противоречивые мнения относительно систематической принадлежности этих растений. Японские ботаники, работавшие на Сахалине, судя по определениям на гербарных этикетках, нередко относили сахалинские образцы к родству *A. caerulea* DC. s. l., принимая их за *A. debilis* Fisch. ex Turcz. var. *soyensis* (Boissieu) Makino. Вместе с тем идентичные сахалинские экземпляры совершенно неверно определялись ими и как *A. amurensis* (Korsh.) Kom. — вид, который отсутствует на Сахалине. G. Koidzumi (1917) отождествлял сахалинские растения с *A. yezoensis*. Последний таксон был описан K. Miyabe (1890) из Японии и первоначально принимался T. Makino (1897) за японскую форму *A. umbrosa* s. l. J. Ohwi (1965) разделял точку зрения Koidzumi относительно тождественности сахалинских и японских растений, указав областью распространения *A. yezoensis* Сахалин и Хоккайдо. Однако В. Н. Ворошилов (1966) счел последний вид синонимом ранее описанной с севера Японии *A. soyensis* Boissieu.

Как совершенно справедливо указывал Попов при первоописании *A. sciaphila*, этот островной сахалинский таксон несомненно принадлежит к родству *A. umbrosa* s. l., в чем мы убедились, наблюдая его в природе, а также путем сравнения гербарного материала с Сахалина с образцами типового подвида ssp. *umbrosa* из Алтая и ssp. *extremiorientalis* из Приморья. Что касается отождествления сахалинских растений с японскими, то, насколько нам известно, никто из авторов, за исключением Miyabe, а вслед за ним и Makino, не относил ни один из японских таксонов к *A. umbrosa* s. l. Вероятнее всего, Miyabe недостаточно ясно представлял границы последнего таксона, о чем говорит уже тот факт, что интересующие нас сахалинские растения этот автор относил к чуждой Сахалину *A. amurensis* (Miyabe, Miyake, 1915). В Гербарии

БИНа хранится дублет одного из образцов («Japonia, Nagasaki, 4/8 V 1863, C. Maximowicz»), упоминавшийся Miyabe при первоописании *A. yezoensis.* Эти южнояпонские экземпляры, как и несомненно морфологически тождественные им экземпляры с Хоккайдо («Plantes du Japon, Kushiro, 19 V 1889, n°3696, Faurie») и Хонсю («Patria Manza Pass., Manza, Gunma Pref., alt 1800 m, 19 V 1963, n° 7668, H. Kanai), действительно могли бы быть приняты за слабо развитые экземпляры ssp. *sciaphila*, с которыми они сходны габитусом, а также формой и надрезанностью сегментов прикорневых листьев и листьев обвертки. Однако сахалинские и японские экземпляры надежно различаются по строению корневищ. У всех форм из цикла *A. umbrosa* s. l., включая ssp. *sciaphila*, корневище всегда ветвящееся, тонкое, длинное, тогда как у японских растений, которые по совокупности признаков должны быть отнесены к *A. caerulea* s. l., корневище короткое, неразветвленное, несколько вздутое, напоминающее мясистое корневище *A. nemorosa* s. l. Кроме этого, изучение всего материала Гербария БИНа по видам рода *Anemone* Японии подтвердило отсутствие здесь растений, которые по совокупности признаков могли бы быть отнесены к *A. umbrosa* s. l., и, таким образом, еще раз показало ошибочность отождествления интересующих нас сахалинских и японских растений.

Хромосомное число ssp. *sciaphila* 2n=32 было определено нами впервые из следующего местонахождения: Сахалин, близ г. Долинска, №№ 6, 8, 9, 11. Поэтому можно предположить, что тетраплоидный сахалинский подвид (при основном числе хромосом, равном 8) происходит от диплоидного ssp. *extremiorientalis* с 2n=16. Сравнение морфологии хромосом у обоих таксонов показало, что в данном случае наиболее вероятна аутополиплоидия.

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Крылов П. Н. (1931). Флора Западной Сибири, 5. Томск. — Попов М. Г. (1951). Новый вид анемоны с Сахалина. Бот. материалы (Ленинград), 14. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края). Вестн. ЛГУ, 3, сер. биол., 1. — Юзепчук С. В. (1937). Род ветреница — *Anemone* L. В кн. Флора СССР, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Koidzumi G. (1917). Contributiones ad floram Asie Orientalis. Bot. Mag. Tokyo, 31, 365. — Makino T. (1897). All known species of Japanese *Anemone*. Bot. Mag. Tokyo, 11, 126. — Meyer C. A. (1830). *Anemone umbrosa* C. A. Mey. In: Ledebour C. F. Flora altaica, 2. Berolini. — Miyabe K. (1890). Flora of the Kurille Islands. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., 4, 7. — Miyabe K., Miyake T. (1915). Flora of Saghalin. Government of Saghalin. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington. — Ulbrich E. (1906). Über der systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. Bot. Jahrb. 37, 2—3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IV 1981.

УДК 581.543 : 581.55 (23.03) (23.02) (575.1) (575.2)

Ю. С. Лынов

ФЕНОРИТМОТИПИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕГОРНЫХ И ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЧАТКАЛЬСКОГО ХРЕБТА

YU. S. LYNOV. PHENORHYTHMOTYPIC PLANT COMPOSITION IN THE LOW- AND HIGH-ELEVATION COMMUNITIES OF THE CHATKAL MOUNTAIN RANGE

Сравнивается состав феноритмотипов на трех высотных профилях. Выявлена зависимость ритмики и состава феноритмотипов сообществ от климатических условий, зависящих в свою очередь от высоты над уровнем моря и экспозиции склона.

Сезонное развитие растений и растительных сообществ зависит от длительности вегетационного периода, в первую очередь — его активной части, а также от эколого-ценотических условий (Белянина, 1967). Эти факторы определяют

состав и соотношение растений разных типов сезонного хода развития — феноритмотипов (Борисова, 1965). В горной местности феноритмотипический состав растительных сообществ, помимо общих (зональных) климатических условий, зависит от высоты над уровнем моря (высотного пояса), экспозиции склона, почв, а также свойств эдификаторов сообществ и прочих ценотических признаков.

В настоящей работе, основанной на многолетних наблюдениях, сравнивается состав феноритмотипов растений по трем высотным профилям Чаткальского хребта: на юго-восточном макросклоне, в районе Сары-Челекского заповедника, 850—3300 м над ур. м.; на западном макросклоне, на Майдантальском участке Чаткальского заповедника, 1550—3100 м; в западных отрогах хребта, на Башкызылсайском участке заповедника, 1250—2900 м. В результате погодичной изменчивости флористический состав сообществ изменяется и число видов разнится по годам на 10—15%. Для обработки взяты данные отдельных сезонов: в районе Сары-Челека — 1972 г., в Башкызылсае и Майдантале — 1979 г.

Повышенное увлажнение в районе Сары-Челекского заповедника определяет формирование лесной растительности: орехово-плодовых лесов, еловопихтовых редин, и травяных типов, свойственных более северным регионам: высокотравных злаковых и среднетравных гераниевых, купальницевых и луковых лугов (Лавренко, Соколов, 1949). В других сравниваемых районах распространены арчовые редколесья, на склонах северных экспозиций незначительными участками — чернолесье, в поймах рек — белолесье. Сухость климата Башкызылсайского участка определила распространение в поясе среднегорья[1] шибляка, арчовников, розариев, ксерофильных полукустарников, полусаванн из прангоса и ферул; в субальпийском поясе — лугостепей и полынных степей; в альпийском поясе — сообществ из кузинии, типчака и акантолимона (Коровин С., 1958).

Летняя засуха, типичная для всей Средней Азии, менее выражена в Сары-Челеке — здесь дожди заканчиваются в начале—середине июля. В Башкызылсае и Майдантале фаза покоя в развитии растительности, вызываемая засухой, начинается с июня. Продолжительность вегетационного периода на всех профилях с высотой уменьшается, однако период активной вегетации наиболее длителен у верхней границы распространения лиственных лесов и редин, где влияние летней засухи ощущается слабее, чем в нижележащих полосах среднегорья. В Сары-Челеке на высотном уровне 1200 м период вегетации длится 7.5 месяца, период активной вегетации — 4 месяца; на высоте 1800 м — соответственно 7 и 4.5 месяца; на отметке 3300 м — 3.5 и 2.5 месяца. На профиле в Башкызылсае при более продолжительной общей вегетации период активной вегетации по сравнению с профилем Сары-Челека уменьшается на всех отметках на 0.5—1 месяц.

В настоящем сообщении за основу принята схема деления на феноритмотипы, приведенная в работе И. В. Борисовой (1972). Поскольку в условиях Средней Азии некоторые эфемероиды и гемиэфемероиды имеют длительный период вегетации, появляясь с осени (Каримов и др., 1969; Бурыгин, Маркова, 1970), необходимо, на наш взгляд, перевести эфемероиды из группы эфемерных в группу коротковегетирующих растений. С осени вегетируют коротковегетирующие растения из злаков (*Poa bulbosa* L., *Hordeum bulbosum* L.) — явление озимости (Маркова, 1966); наоборот, для представителей лилейных (виды из родов *Gagea*, *Scilla*, *Eremurus*, *Tulipa*) типично весеннее начало вегетации — проявляется свойство мезотермности. Общее для озимых и мезотермных эфемероидов, озимых и мезотермных гемиэфемероидов — время отмирания надземной части. В сезоны с теплой продолжительной осенью явление озимости, т. е. вегетация с осени, наблюдается и для эфемеров (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.). В Средней Азии при повсеместном распространении летней засухи выделена экологическая группа растений — тропофитов, развивающихся вначале как мезофиты, а во вторую половину вегетации — как ксерофиты (Коровин Е., 1962). Примером тропофитов являются *Inula macrophylla* Kar.

---

[1] В работе принята поясная схема для Западного Тянь-Шаня В. Н. Павлова (1974).

et Kir. (*I. grandis* Schrenk), *Hedysarum songoricum* Bong. В условиях среднегорья тропофиты отмирают в июле—августе, т. е. позднее гемиэфемероидов, но несколько раньше собственно летнезеленых растений. Хотя термин «тропофиты» определяет экологическую принадлежность, считаем возможным оставить его в классификации феноритмотипов за неимением другого, к тому же этот термин достаточно точно обозначает промежуточный характер сезонного развития.

Объединение в феноритмотипы по длительности сезонного развития недостаточно, весьма желателен учет сезонной приуроченности вегетации. Так, в нижней полосе среднегорья период июль—август охватывает один фенологический сезон — лето, в альпийском поясе в этот период частично входят также весна и осень. Необходимо подчеркнуть, что одни и те же виды растений меняют свою феноритмотипическую принадлежность в разных географических зонах и высотных поясах (Барабанов, 1970). Отсюда следует, что состав феноритмотипов можно установить, основываясь только на наблюдении всего хода сезонного развития сообщества.

При анализе состава феноритмотипов растений в сообществах на трех высотных профилях (см. таблицу) выясняется, что в высокогорье, особенно на склонах северной экспозиции, набор феноритмотипов обеднен: в группу летнезеленых и летне-осеннезеленых растений переходят типичные гемиэфемероиды среднегорий — *Prangos pabularia* Lindl., *Paeonia intermedia* C. A. Mey. (Барабанов, 1969), а в условиях обильного увлажнения, как это отмечается в высокогорье Сары-Челека, и эфемероиды *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir., *Gagea olgae* Regel и др. (Лынов, 1977). Обеднение феноритмотипического состава при движении вверх от среднегорья обусловливается сокращением вегетационного периода; это свойство присуще растительности и других горных систем (Малышева, 1978). В высокогорье сохраняется достаточно высокая доля летне-зимнезеленых растений с зимним полупокоем (*Festuca valesiaca* Gaudin, различные виды рода *Potentilla*), однако уходящие под снег розетки этих растений блекнут, теряют зеленую окраску, и весной после схода снега лишь часть листочков прикорневой розетки продолжает вегетировать. В среднегорном поясе листья прикорневых розеток *Origanum tyttanthum* Gontsch., *Hypericum scabrum* L. не теряют упругости и зеленой окраски под кратковременным снежным покровом. В лесах и кустарниковых зарослях среднегорного пояса заметно преобладание группы летне-осеннезеленых растений за счет деревьев и кустарников. На всех трех профилях участие летне-зимнезеленых растений с летним и зимним полупокоем (*Dactylis glomerata* L. и др.) незначительно; осенняя вегетация в полусаваннах, начинающаяся после дождей, идет в основном за счет озимых гемиэфемероидов (*Hordeum bulbosum*, *Eremostachys speciosa* Rupr.) и летне-зимнезеленых растений с зимним полупокоем (*Salvia sclarea* L., *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss.). В теплых засушливых районах, в частности в Башкызылсае, выражена осенняя вспышка вегетации, в Сары-Челеке же это наблюдается не ежегодно. В субальпийском поясе Башкызылсая в сезоны с аномально теплой осенью (таким был 1980 г., когда теплая погода держалась до середины ноября) наблюдается осенняя вегетация у части коротковегетирующих и летне-зимнезеленых с зимним полупокоем растений, приуроченных к склонам южной экспозиции. На склонах северной экспозиции вегетирующих растений нет и в теплую осень. Интенсивность зеленения освещенных склонов в высокогорье ниже, чем в среднегорье, что свидетельствует в пользу факультативного характера осенней вегетации в высокогорье и зависимости ее от условий гидротермического режима.

В Башкызылсае и Майдантале доля эфемерных и коротковегетирующих растений выше, чем в Сары-Челеке (исключая в последнем районе эремурусник, приуроченный к галечниковой пойме). На всех трех профилях мезотермных растений, начинающих вегетацию с весны, больше, чем озимых коротковегетирующих. Доля тропофитов уменьшается к западу при движении в засушливые районы — здесь они усыхают почти одновременно с гемиэфемероидами. В среднегорном поясе в сезонном развитии некоторых сообществ проявляются формационные особенности, в частности в ассоциации Bothriochloa ischaemum (L.) Keng, где эдификатор образует густую дернину, препятствующую произ-

Состав феноритмотипов в растительных сообществах Чаткальского хребта

Ассоциации	Высота над ур. м., м	Экспозиция	Всего видов	Состав феноритмотипов, %										
				коротковегетирующие					длительновегетирующие					
				эфемерные	эфемероиды		гемиэфемероиды		весенне-летнезеленые		весенне-летне-осеннезеленые	летне-зимнезеленые		вечнозеленые
					мезотермные	озимые	мезотермные	озимые	тропофиты	летнезеленые		с зимним полупокоем	с летним и зимним полупокоем	
Высотный профиль «Сары-Челек»														
Bothriochloa ischaemum	850	Ю	28	4	4	—	19	4	14	14	23	14	4	—
Inula grandis—Bothriochloa ischaemum	850	С	48	2	5	2	13	2	13	25	25	11	2	—
Bothriochloa ischaemum—Eremurus fuscus	1200	Ю-В	40	10	8	2	33	2	5	10	15	12	3	—
Brachypodium sylvaticum—Malus kirghisorum	1200	В	46	2	8	—	8	2	4	18	34	18	4	2
Ferula prangifolia—Prangos pabularia	1800	Ю	39	—	13	—	18	3	15	18	12	13	8	—
Geranium ferganense—Prangos pabularia	2600	Ю	44	2	2	—	11	2	7	40	27	7	2	—
Trollius altaicus	2600	С	34	—	—	—	—	—	—	19	72	6	—	3
Allium fedtschenkoanum	3300	С-З	15	—	—	—	—	—	—	13	80	7	—	—
Высотный профиль «Майдантал»														
Cerasus erythrocarpa	1550	Ю	31	13	6	—	40	3	6	3	10	13	3	3
Prangos pabularia—Rosa kokanica	1550	С	48	4	6	—	21	4	4	13	35	9	4	—
Ligularia alpigena—Geranium regelii	2380	С	36	—	3	—	17	—	—	30	36	11	3	—
Polygonum nitens—Polygonum hissaricum	3100	Ю	19	—	—	—	6	—	—	30	48	16	—	—
Высотный профиль «Башкызылсай»														
Ferula karatavica—Amygdalus spinosissima	1250	Ю	56	8	6	4	28	12	2	2	8	20	8	2
Ziziphora pedicellata	1250	С-З	59	7	5	3	20	8	10	10	7	20	8	2
Hypericum scabrum—Juniperus turkestanica	1750	З	36	3	8	—	22	3	6	19	19	11	6	3
Prangos palubaria	2050	Ю	36	3	8	3	19	3	3	14	22	14	11	—
Festuca gigantea	2200	С	37	6	9	—	24	3	—	14	32	9	3	—
Ligularia alpigena—Artemisia persica	2730	Ю	24	4	4	—	13	—	—	21	54	4	—	—
Geranium regelii	2730	С	14	—	—	—	14	—	—	14	72	—	—	—
[illegible]	[illegible]	Ю	22	—	—	—	14	—	—	32	45	9	~	—

растанию эфемеров и эфемероидов и прогреванию корнеобитаемого слоя почвы весной. В ферулово-прангосовых полусаваннах на высоте 1700—1900 м высотного профиля Сары-Челека различные феноритмотипы представлены в составе относительно одинаково. В этом высотном диапазоне — наибольшая для всего профиля продолжительность активной части вегетационного периода, что позволяет говорить о наличии здесь зоны комфорта. Кривые цветения на графиках сезонного развития, по характеру которых можно судить о степени благоприятствования условий, в указанных сообществах растянуты, многоступенчаты (Лынов, 1975). Комфортные условия, смягчающие неблагоприятное воздействие среды, создаются под пологом леса из *Malus kirghisorum* Al. Theod. et Fed. или *Juglans regia* L. В Башкызылсайском участке зона комфорта размыта и слабо выражена в высотных границах 1750—2200 м (см. таблицу).

Из-за незначительного участия в составе сообществ зимнезеленых элементов (озимых эфемероидов и гемиэфемероидов, летне-зимнезеленых растений) все рассматриваемые фитоценозы на трех профилях, подобно крупнотравным полусаваннам Памиро-Алая (Барабанов, 1970), не имеют с растительностью Средиземноморья общих черт в ритмике сезонного развития, а стоят ближе к бореальным типам растительности. Таким образом, ход сезонного развития, так же как и состав феноритмотипов в сообществах, определяется в основном климатическими условиями.

ЛИТЕРАТУРА

Барабанов Е. И. (1969). Ритм сезонного развития растений формации прангоса кормового плато Руидашт (южный склон Гиссарского хребта). Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 2. — Барабанов Е. И. (1970). Сравнительный анализ признаков ритма сезонного развития растений некоторых полусаванновых сообществ в Таджикистане. Бюл. МОИП, отд. биол., 75, 1. — Белянина Н. Б. (1967). Ритм сезонного развития растений разных высотных поясов южного склона Крымских гор. Автореф. канд. дис. М. — Борисова И. В. (1965). Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 17. — Борисова И. В. (1972). Сезонная динамика растительного сообщества. В кн.: Полевая геоботаника, 4. Л., Наука. — Бурыгин В. А., Маркова Л. Е. (1970). Зимневегетирующая растительность пустынных и предгорных областей Узбекистана. Бот. ж., 55, 4. — Каримов Х. Х., Кудинова С. В., Николаева М. И., Попова А. И., Чернер Р. И. (1969). Зимняя вегетация и летний покой растений аридной зоны Средней Азии. Душанбе, Дониш. — Коровин Е. П. (1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана, 2. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Коровин С. Е. (1958). Растительный покров Горно-лесного заповедника. Тр. Горно-лесного гос. заповед., 1. Ташкент. — Лавренко Е. М., Соколов С. Я. (1949). Растительность плодовых лесов и прилегающих районов Южной Киргизии. В кн.: Плодовые леса Южной Киргизии и их использование, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лынов Ю. С. (1975). Сезонное развитие травяных сообществ в горной Северной Фергане. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 3. — Лынов Ю. С. (1977). Особенности сезонного развития ранневесенних эфемероидов в зонах среднегорий и высокогорий Чаткальского и Гиссарского хребтов. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 4. — Малышева Г. С. (1978). Феноритмотипы растений горных лесов южного склона Северо-Западного Кавказа. Бот. ж., 63, 10. — Маркова Л. Е. (1966). Некоторые биологические особенности эфемеров-однолетников. Узб. биол. ж., 1. — Павлов В. Н. (1974). Особенности флоры Западного Тянь-Шаня. В кн.: Проблемы ботаники, 12. Л., Наука.

Чаткальский горно-лесной
государственный заповедник.

Получено 9 XII 1980.

УДК 511.1:576.312.32/38 (57)

П. Г. Жукова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

P. G. ZHUKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME NORTH-EASTERN ASIA PLANT SPECIES

Исследовались числа хромосом у 165 видов сосудистых растений северо-востока Азии. Впервые публикуются данные о числе хромосом у *Gypsophila violacea* — 2n—34, *Lychnis ajanensis* — 2n=24, *Papaver walpolei* — 2n=14, *Podistera macounii* — 2n=22, *Gentiana propinqua* — 2n=36, *Astrocodon expansus* — 2n=34, *Filifolium sibiricum* — 2n=16. Новые числа хромосом установлены у *Gypsophila sambukii* — 2n=68, *Rubus acaulia* — 2n=21.

В разное время автор исследовала числа хромосом у больших серий растений из многих пунктов северо-востока Азии. Некоторые результаты этих исследований, не публиковавшиеся ранее, включены в настоящее сообщение. Основную часть его составляют материалы, собранные в восточных районах Чукотки — главным образом на Чукотском п-ове. В публикацию включены также материалы из районов южной Чукотки, северо-восточной Якутии, Камчатки, Бурятии и из окрестностей г. Магадана. В сборе и фиксации материала в полевых условиях принимали участие сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АХ СССР (БИХ) А. А. Коробков, Т. В. Плиева, Т. Г. Полозова, В. Ю. Разживин и аспирант Московского педагогического института А. К. Сытин. Искренне благодарю этих товарищей за помощь и дружеское содействие.

Цитологические препараты и гербарные образцы исследованных растений хранятся в БИХе. В соответствии с принятой программой многие критические и полиморфные виды исследовались в нескольких повторностях. Кроме того, параллельно и одновременно изучались растения близкородственных таксонов. Так, например, были одновременно исследованы два росших рядом образца *Bromus* — № 78-14 К и 78-15 К (см. таблицу). Первое растение по всем признакам безусловно относится к *B. arcticus*, тогда как второе формально должно быть отнесено к *B. pumpellianus* из-за отсутствия опушения на колосковых чешуях. Совместное произрастание растений этих двух близкородственных таксонов на Чукотке наблюдалось неоднократно. Однако не исключена возможность, что в данном случае мы имели дело с широким варьированием признака опушения у двух представителей тетраплоидной расы *B. arcticus* (или *B. pumpellianus?*). Этот факт указывает на то, что опушение чешуй не является достаточно четким диагностическим признаком у растений комплекса *B. pumpellianus* — *B. arcticus*.

Впервые обнаружены тетраплоидные растения *Gypsophila sambukii* с 2n=68 в бассейне р. Оленек. Ранее на северо-востоке Якутии у этого вида нами было определено 2n=34.

По крайней мере две кариологические расы выявлены у чукотско-западноамериканского подвида *Saxifraga hieracifolia* ssp. *longifolia*. Октоплоидная раса у этого таксона впервые была обнаружена нами в Чукотском нагорье (ср. Жукова и др., 1973).

Впервые обнаружены триплоидные растения *Rubus acaulis*. Образец № 74-29Т представляет типичную форму вида, тогда как растение № 76-120К имеет опушенные чашечки и глубоко рассеченные на 3 лопасти лепестки, что, возможно, связано с гибридной природой растений. Оба растения, по-видимому, не завязывают семян и не образуют плодов. Примечательно, что в этом же районе распространен и триплоидный (и тоже стерильный!) *Rubus arcticus* (ср. Жукова и др., 1973; Жукова, 1980).

У весьма полиморфной серии растений *Primula tschuktschorum* число хромосом оказалось стабильным повсеместно. Исследованные нами образцы *Pedicularis sudetica* также чрезвычайно полиморфны. Среди них есть экземпляры, которые бесспорно могут быть отнесены к амфиберингийскому подвиду ssp. *pacifica*, но гораздо больше форм, имеющих одновременно признаки этого подвида и других рас *P. sudetica*, встречающихся на востоке и юге Чукотки.

Известный параллелизм наблюдается в кариологической дифференциации

Числа хромосом у исследованных видов растений[1]

Вид, номер образца		2n	Место сбора
			Вост. Чукотка
Ruppia maritima L.,	72-80	40	Р. Гильмимливеем
Sparganium hyperboreum Laest.,	76-128K	30	Пос. Янракыннот
Triglochin maritimum L.	72-05R	36	Р. Гетлянен
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.,	76-86K	56	Пос. Янракыннот
			Южн. Чукотка
Bromus arcticus Shear,	78-14K	28	Р. Ильмынейвеем
B. pumpellianus Scribn.,	78-15K	28	» »
			Вост. Чукотка
Calamagrostis holmii Lange,	76-123K	28	О. Аракамчечен
C. purpurascens R. Br.,	76-110K	42	Пос. Янракыннот
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.,	77-24T	26	Р. Гильмимливеем
Festuca rubra L.	76-133K	42	Пос. Янракыннот
	78-05K	42	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
Leymus villosissimus (Scribn.) Tzvel.,	76-82K	28	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
Poa glauca Vahl,	78-17K	56	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
			Вост. Чукотка
	76-113K	70	Пос. Янракыннот
P. malacantha Kom.	76-108K	76	» »
P. malacantha var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel.,	74-43C	50	Южн. Чукотка, пос. Беринговский Вост. Чукотка
Roegneria villosa V. Vassil.,	76-87K	28	Пос. Янракыннот
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.,	76-118K	28	О. Аракамчечен
Carex hepburnii Boott,	76-88K	70	Пос. Янракыннот
C. lyngbyei Hornem.,	74-22C	76	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
C. membranacea Hook.,	76-84K	74	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
C. scirpoidea Michx.,	74-16C	62	Южн. Чукотка, пос. Беринговский Вост. Чукотка
C. lapponica O. Lang,	76-91K	56	Р. Гетлянен
Eriophorum polystachyon L.,	76-122K	58	О. Аракамчечен
E. triste (Th. Fr.) Hadač et A. Löve,	76-85K	60	Пос. Янракыннот
Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol.,	76-126K	58	» »
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.,	72-09Pl	104	Пос. Лорино
Juncus arcticus Willd.,	76-112K	80	Пос. Янракыннот
Luzula multiflora (Retz.) Lej.,	76-132K	36	» »
L. wahlenbergii Rupr.,	77-22T	24	Оз. Иони
Betula exilis Sukacz.,	70-37Pl	28	Оз. Аччён
	72-40	20	Пос. Лаврентия
B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey.,	с-73-1346	56	Г. Магадан, окрестности
			Вост. Чукотка
Koenigia islandica L.,	76-116K	28	О. Аракамчечен
Oxyria digyna (L.) Hill,	с-76-1706	14	Пос. Энурмино
Polygonum bistorta L. ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng) Petrovsky,	74-02T	50	Мыс Краузе
P. tripterocarpum A. Gray,	74-14T	40	» »
P. viviparum L.,	74-31T	88	» »
Rumex acetosa L. ssp. *lapponicus* Hiit.,	72-65	14	Р. Гильмиммвеем
R. acetosella L.,	сГ-73-103	42	Камчатка, Халактырский пляж Вост. Чукотка
R. aicticus Trautv.,	с-74-1406	80	Мыс Краузе
	76-80K	120	Пос. Янракыннот
	с-77-1892	120	Оз. Иони
R. beringensis Jurtz. et Petrovsky,	с-77-1888	14	» »
	72-10	14	Пос. Лаврентия
	72-21	14	» »
	72-04Pl	14	Пос. Лорино Вост. Чукотка
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.,	с-76-1740	32	Пос. Янракыннот
C. acutifolia var. *graminifolia* Hult.,	72-53Pl	32	Пос. Энурмино
C. arctica Adams,	сГ-78-16	10	Южн. Чукотка, Ушканьи горы
C. sarmentosa C. A. Mey.,	72-17R	10	Вост. Чукотка, р. Гетлянен

[1] Цитологические препараты и гербарные образцы исследованных растений хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Звездочкой отмечены числа хромосом, впервые приводимые для данного таксона.

Вид, номер образца		2n	Место сбора
Montia lamprosperma Cham.,	с-74-1485	20	Мыс Краузе
Cerastium jenisejense Hult.,	72-14	72	Пос. Лаврентия
Gastrolychnis soczaviana (Schischk.) Tolm. et Kozh.,	сГ-73-445	48	Чукотское нагорье, р. Орлиная
Gypsophila violacea (Ledeb.) Fenzl,	сГ-72-03	34 *	Г. Магадан, окрестности
G. sambukii Schischk.,	сГ-79-777	68	Сев. Якутия, пос. Оленёк
Lychnis ajanensis (Regel et Til.) Regel,	сГ-61-853	24 *	Колымское нагорье, р. Берелёк Вост. Чукотка
Honekenya peploides (L.) Ehrh. ssp. *diffusa* (Hornem.) Hult.,	74-34T	68	Мыс Краузе
Minuartia obtusiloba (Rudb.) House,	сГ-70-108	26	Пос. Энмелен
	сГ-72-21	26	Р. Гетлянен
M. rubella (Wahlenb.) Hiern,	сГ-72-48	24	Р. Гунгувеем
Silene stenophylla Ledeb.,	сГ-72-20	24	Р. Гетлянен
S. paucifolia Ledeb.,	сГ-70-35	24	Сев.-вост. Якутия, пос. Усть-Нера Вост. Чукотка
Aconitum delphinifolium DC.,	74-30T	16	Мыс Краузе
A. Paradoxum Reichenb.,	72-219	16	Р. Путукунейвеем
Anemone multiceps (Greene) Standl.,	72-191	16	» »
A. parviflora Michx.,	72-250	16	» »
	с-76-1750	16	Пос. Янракыннот Вост. Чукотка
A. richardsonii Hook.,	72-121	14	Р. Гильмимливеем
	74-24T	14	Мыс Краузе
Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch. ex Petrovsky,	сГ-76-94	48	Пос. Янракыннот
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.,	72-96	16	Р. Гильмимливеем
	74-94T	16	Мыс Краузе
Caltha caespitosa Schipcz.,	72-32	56	Пос. Лаврентия
	74-104T	58	Мыс Краузе
	72-57	60	Пос. Лаврентия
Delphinium brachycentrum Ledeb. ssp. *maydellianum* (Trautv.) Jurtz.,	74-60C	16	Южн. Чукотка, пос. Беринговский Вост. Чукотка
D. chamissonis G. Pritz. ex Walp.,	72-246	16	Р. Путукунейвеем
Ranunculus affinis R. Br.,	72-45	32	Пос. Лаврентия
R. gmelinii DC.,	76-92K	32	Р. Гетлянен
R. hyperboreus Rottb.,	72-150	32	Р. Гильмимливеем
R. monophyllus Ovcz.,	76-101K	48	Пос. Янракыннот
R. nivalis L.,	72-41Pl	48	Бухта Пуотен
	72-253	48	Р. Путукунейвеем
	с-76-1739	48	Пос. Энурмино
R. pallasii Schlecht.,	72-245	32	Р. Путукунейвеем
R. pygmaeus Wahlenb.,	72-40Pl	16	Бухта Пуотен
	с-76-1742	16	Пос. Янракыннот
R. reptans L.,	72-15R	32	Р. Гетлянен
R. sulphureus C. J. Phipps,	с-76-00	96	» »
R. turneri Greene,	72-223	28	Р. Путукунейвеем
Thalictrum alpinum L.,	72-257	14	» »
Corydalis arctica M. Pop.,	74-117T	16	Мыс Краузе
Papaver walpolei A. Pors.,	72-08	14 *	Пос Лаврентия
	с-74-1417	14	Мыс Краузе Вост. Чукотка
Cardamine pratensis L.,	72-239	88	Р. Чегитунь
Rorippa palustris (L.) Bess.,	72-139	32	Гора Гильмимлиней
Rhodiola rosea L.,	72-106	22	Р. Гильмимливеем
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries,	сГ-74-1405	24	Мыс Краузе
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.,	72-117	18	Р. Гильмимливеем
	72-197	18	Р. Путукунейвеем
P. palustris L.,	72-239	18	» »
Saxifraga bracteata D. Don,	69-46Pl	26	О. Колючин
	76-121K	26	О. Аракамчечен
S. cernua L.,	72-268	48	Р. Путукунейвеем
	77-33T	56	Р. Гильмимливеем
S. radiata Small,	72-55Pl	48	Пос. Энурмино
S. foliolosa R. Br.,	72-37Pl	56	Пос. Лорино
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.,	72-12Pl	20	» »
	72-97	20	Р. Гильмимливеем
	78-11K	20	Р. Ильмынейвеем

Вид, номер образца		2n	Место сбора
S. hieracifolia Waldst. et Kit. ssp. *longifolia* (Engl. et Irmsch.) Jurtz. et Petrovsky,	72-265	56	Р. Путукунейвеем
	74-10Т	≈110	Мыс Краузе
	77-09Т	>100	Гора Иони
	76-77К	≈100	Пос. Янракыннот
S. nivalis L.,	72-12	60	Пос. Лаврентия
S. nudicaulis D. Don,	72-164	40	Хр. Тянианый
	сГ-72-725	40	Г. Магадан, окрестности Вост. Чукотка
S. oppositifolia L.,	74-91Т	52	Мыс Краузе
S. serpyllifolia Pursh,	76-107К	16	Пос. Янракыннот
S. tenius (Wahlenb.) H. Smith,	72-46Pl	20	Бухта Пуотен
	72-102	20	Г. Гильмимливеем Вост. Чукотка
Dryas chamissonis Spreng. ex Juz.,	с-76-1730	18	Пос. Янракыннот
D. octopetala L.,	с-74-1403	18	Мыс Краузе
D. punctata Juz.,	с-76-1741	18	Пос. Провидения
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle,	с-74-1401	28	Мыс Краузе
	с-76-1747	28	Пос. Янракыннот
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz,	72-235	14	Р. Путукунейвеем
Rubus acaulis Michx.,	74-29Т	21	Мыс Краузе
	76-120К	21	О. Аракамчечен
R. chamaemorus L.,	72-58	56	Пос. Лаврентия
Sanguisorba officinalis L.,	72-112	28	Р. Гильмимливеем
Sibbaldia procumbens L.,	72-84	14	» »
Hedysarum americanum (Michx.) Britt.,	74-07Т	14	Мыс Краузе
	с-74-1390	14	» »
H. mackenziei Richards.,	74-106Т	16	» »
Lathyrus aleuticus (Greene) Pobed.,	72-22Pl	14	Пос. Лорино
Geranium erianthum DC.,	74-01С	28	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
Callitriche palustris L.	72-14К	20	Вост. Чукотка, р. Гетлянен
Viola epipsiloides A. et D. Löve,	72-17Pl	24	Пос. Лорино
	72-72	24	Р. Гильмимливеем
Epilobium anagallidifolium Lam.,	74-100Т	36	Мыс Краузе
E. hornemannii Reichenb.,	72-15Pl	36	Пос. Лорино
	72-69	36	Р. Гильмимливеем
	72-92	36	» »
	72-120	36	» »
	72-147	36	» »
E. palustre L.,	72-124	36	» »
Hippuris lanceolata Retz.,	72-159	32	» »
	72-12R	32	Р. Гетлянен Вост. Чукотка
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.,	72-71	22	Р. Гильмимливеем
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.,	69-84К	22	Мыс Чаплин
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm. ssp. *arcticum* (Regel) Hult.,	72-222	16	Р. Путукунейвеем
Podistera macounii (Coult. et Rose) Math. et Const.,	72-36	22 *	Пос. Лаврентия
Pyrola grandiflora Radius,	74-13Т	46	Мыс Краузе
P. minor L.,	77-105	46	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин Вост. Чукотка
Andromeda polifolia L.,	72-32Pl	48	Пос. Лорино
Androsace chamaejasme Wulf., ssp. *arctisibirica* Korobkov,	72-226	20	Р. Путукунейвеем
A. semiperennis Jurtz.,	сГ-78-11	40	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем Вост. Чукотка
Dodecatheon frigidum Cham. et Schlecht.,	72-34	44	Пос. Лаврентия
	72-111	44	Р. Гильмимливеем
	72-256	44	Пос. Путукунейвеем
	72-19Pl	44	Пос. Лорино
Primula borealis Duby,	72-01Pl	36	» »
	72-03Pl	36	» »
P. egaliksensis Wormsk.,	72-39Pl	40	Пос. Лаврентия
P. tschuktschorum Kjellm.,	72-17	22	» »
	72-31	22	» »
	69-10Pl	22	Пос. Провидения

Вид, номер образца		2n	Место сбора
	69-60K	22	Мыс Чаплин
	72-48Pl	22	Бухта Пуотен
	72-152	22	Р. Гильмимливеем
	76-70K	22	Пос. Янракыннот Южн. Чукотка
	78-12K	22	Р. Ильмынейвеем
Trientalis europaea L.,	78-13K	90	Р. Ильмынейвеем Вост. Чукотка
Gentiana glauca Pall.,	72-79	24	Р. Гильмимливеем
	с-76-1719	24	Пос. Энурмино Вост. Чукотка
G. propinqua Richards.,	72-216	36 *	Р. Путукунейвеем
G. prostrata Haenke,	72-215	36	» »
Phlox alaskensis Jordal,	72-184	14	» »
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.,	72-114	18	Р. Гильмимливеем
Myosotis asiatica (Vestergen) Schischk. et Serg.,	72-73	24	» »
	72-252	24	Р. Путукунейвеем
Castilleja elegnas Malté,	72-185	24	» »
	сГ-77-555	24	Оз. Иони
Pedicularis capitata Adams,	72-241	16	Р. Путукунейвеем
P. sudetica Willd., s. l.,	72-244	16	» »
	69-16Pl	16	Р. Ионивеем
	72-48	16	Пос. Лаврентия
	74-88T	16	Мыс Краузе
	74-39	16	Мыс Краузе Южн. Чукотка
	77-414	16	Пос. Отрожный
P. tristis L.,	77-181	16	Хр. Пекульней
P. villosa Ledeb. ex Spreng.,	78-16K	32	Р. Ильмынейвеем Вост. Чукотка
P. lanata Cham. et Schlecht.,	74-98T	16	Мыс Краузе
Plantago major K.,	77-26T	12	Р. Гильмимливеем
Galium boreale L.,	72-198	66	Р. Путукунейвеем
	72-236	66	» »
G. trifidum L.,	77-36T	24	Оз. Иони
	72-90	24	Р. Гильмимливеем
Valeriana capitata Pall. ex Link,	72-37	60	Пос. Лаврентия
	72-229	80	Р. Путукунейвеем
	74-01T	90	Мыс Краузе
Campanula lasiocarpa Cham.,	74-25C	34	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
Astrocodon expansus (J. Rudolph) Fed.,	сГ-70-50	34 *	Г. Магадан, окрестности Вост. Чукотка
Antennaria compacta Malté,	71-30A	>60	Мыс Краузе
	72-193	>60	Р. Путукунейвеем
	76-100K	≈70	Пос. Янракыннот
A. friesiana (Trautv.) Ekman,	72-07Pl	≈60	Пос. Лорино
	74-99T	>60	Мыс Краузе
	72-227	63	Р. Путукунейвеем
	76-105K	>70	Пос. Янракыннот
	72-08Pl	≈80	Пос. Лорино
A. monocephala DC.,	74-113T	63	Мыс Краузе
	76-98K	≈70	Р. Гетлянен
	72-196	>70	Р. Путукунейвеем
	с-76-1705	74	Пос. Энмелен
	71-106Pl	≈80	Хр. Искатень-перевал
Aster sibiricus L.,	72-218	18	Р. Путукунейвеем
	69-77K	18	Мыс Чаплин
Arnica angustifolia Vahl,	72-210	56	Р. Путукунейвеем
	72-249	56	» »
	78-06K	56	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
	74-75T	56	Вост. Чукотка, мыс Краузе
	с-74-1402	76	» »
	с-77-1891	76	Оз. Иони
	76-99K	76	Пос. Янракыннот
A. frigida C. A. Mey. ex Iljin,	72-270	56	Р. Путукунейвеем Южн. Чукотка
	77-73	76	Хр. Рарыткин

Вид, номер образца		2n	Место сбора
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.,	76-109K	16	Пос. Янракыннот
Erigeron hyperboreus Greene,	70-134Y	18	Р. Утавеем
	72-213	18	Р. Путукунейвеем
	78-02K	18	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
E. politus Fries,	сГ-70-42	18	Камчатка, пос. Усть-Камчатка Вост. Чукотка
E. humilis J. Grah.,	72-214	36	Р. Путукунейвеем
	с-76-1745	36	Р. Янракыннот
Filifolium sibiricum (L.) Kitam.,	с-76-95	16 *	Бурятия, пос. Белозерск Вост. Чукотка
Gnaphalium uliginosum L.,	72-94	14	Р. Гильмимливеем
	77-25T	14	» »
Matricaria maritima L.,	71-45A	18	Р. Чегитунь
Nardosmia frigida (L.) Hook.,	62-52K	60	Пос. Провидения
	76-78K	60	Пос. Янракыннот
	76-103K	60	» »
	с-76-1731	60	» »
	с-76-1704	60	Пос. Энурмино
N. glacialis Ledeb.,	72-98	56	Р. Гильмимливеем
	77-15T	56	Гора Иони
	76-134K	60	Пос. Янракыннот
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.,	69-94K	48	Мыс. Чаплин
	72-09R	48	Р. Гетлянен
	76-93K	48	» »
	72-169	48	Р. Левый Генинваам
S. frigidus (Richards.) Less.,	72-60	48	Пос. Лаврентия
	76-106K	96	Пос. Янракыннот
S. kjellmannii A. Pors.	с-74-1418A	48	Мыс Краузе
S. resedifolius Less.,	74-27T	48	» »
	72-240	48	Р. Чегитунь
Solidago compacta Turcz.,	с-77-1889	36	Оз. Иони
	72-93	36	Р. Гильмимливеем
	72-258	36	Р. Путукунейвеем
S. multiradiata Ait.,	с-75-1588	18	Камчатка, пос. Пущино
Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Rip.,	с-77-1890	54	Вост. Чукотка, Оз. Иони
Taraxacum hyparcticum Dahlst.,	72-262	24	Р. Чегитунь

у трех видов рода *Antennaria*. Эта дифференциация ни в одном случае не коррелирует с макроморфологическими признаками растений.

Никаких макроморфологических отличий не удалось обнаружить из растений *Arnica frigida*, имеющих соответственно триплоидный (2n=56) и тетраплоидный (2n=76) набор хромосом. Точно так же полное внешнее сходство наблюдается у 48- и 96-хромосомных образцов *Senecio frigidus*. Ранее мы уже отмечали подобную ситуацию для *S. frigidus* на о. Врангеля, высказав предположение, что 96-хромосомная раса является прямым аутополиплоидным производным 48-хромосомной (Жукова и др., 1973).

К настоящему времени флора одного из районов северо-восточной Азии — восточной Чукотки — достаточно полно исследована в кариологическом отношении у местных популяций большинства видов.

Таким образом, имеется основа для оценки кариосистематической ситуации в этом районе как для отдельных таксономических групп, так и для флоры в целом. Разработка этого вопроса теперь будет в основном зависеть от усилий флористов и систематиков.

Очень признательна В. В. Петровскому за помощь в подготовке работы к публикации.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. (1980). Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. Бот. ж., 65, 1. — Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока, Бот. ж., 58, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 V 1981.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9.582.683 (47.571.52)

М. Н. Ломоносова, М. П. Данилов

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ СЕМЕЙСТВА *CRUCIFERAE* СССР

M. N. LOMONOSOVA, M. P. DANILOV. THE SUPPLEMENT TO THE FLORA OF THE *CRUCIFERAE* FAMILY IN THE USSR

На основании гербарных сборов 1979 г. впервые приведены для флоры СССР род *Pugionium* и 2 вида (*Pugionium pterocarpum* и *Goldbachia ikonnikovii*) из сем. *Cruciferae*.

Летом 1979 г. мы провели обследование флоры на юге Тувинской АССР в окрестностях оз. Тере-Холь в Эрзинском р-не. Данная территория находится в северной части округа Котловины Больших озер Монгольской провинции Центрально-Азиатской подобласти (Грубов, 1959).

Основной характер рельефа — бугристые пески, на значительном протяжении задернованные и занятые преимущественно ковыльными (*Stipa capillata*[1]) степями с большим участием *Caragana pygmaea* и *C. bungei*. Обычны в этих степях *Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla acaulis*, *Artemisisa frigida*, *Corispermum* sp. и др.

Северо-восточный и восточный берега озера заняты барханами с редкими растениями *Oxytropis tragacanthoides*, *Gypsophila patrinii*, *Agropyron cristatum*, *Alyssum obovatum*, *Serratula centauroides*, *Hedysarum fruticosum*, *Chamaerhodos sabulosa*.

В окрестностях озера также широко распространены степные фитоценозы с *Caragana bungei* var. *sericea*, *Leymus racemosus*, различными видами сем. *Chenopodiaceae* (*Chenopodium acuminatum*, *Ch. album*, *Axyris prostrata*, *Corispermum* sp. и др.). Следует отметить, что распространенная в Монголии разновидность *Caragana bungei* с серебристовойлочными листочками и густошерстистой чашечкой на территории СССР встречается только на юге Тувы.

Отдельные участки песков заняты сообществами с *Artemisia campestris* и *Bromopsis pumpelliana* ssp. *korotkyi*, нигде более в Туве не отмеченными.

На барханах были найдены 2 вида из сем. *Cruciferae*: *Pugionium pterocarpum* Kom. и *Goldbachia ikonnikovii* Vass., которые ранее для территории СССР не указывались. Первый из этих видов относится к новому для флоры СССР и эндемичному для Центральной Азии роду *Pugionium* Gaertn. (Тахтаджян, 1978).

Указание C. Ledebour (1844—1846) на произрастание одного из видов этого рода (*P. cornutum* Gaerth.) между реками Исетью и Тоболом, а также Волгой и Уралом оказалось ошибочным (Комаров, 1931). Таким образом, наши сборы являются первой достоверной находкой рода на территории СССР.

Характерной особенностью рода *Pugionium* является строение плодов. Это нераскрывающиеся односеменные стручочки с вытянутыми кинжаловидными или крыловидными выростами с обеих сторон и немногочисленными продолговатыми колючими шипами или шпорцевидными придатками.

Род по оригинальному строению плодов занимает особое место в системе сем. *Cruciferae*, и положение его в этом семействе условно (Комаров, 1931).

Найденный нами вид *Pugionium pterocarpum* описан В. Л. Комаровым в 1931 г. из Монголии. Считаем полезным привести описание этого вида на

[1] Названия видов приводятся по «Флоре СССР» (1934—1964) с учетом новейших систематических обработок (Цвелев, 1976, и др.).

русском языке. Составленный диагноз основан на собранном нами материале и несколько расширен по сравнению с латинским диагнозом Комарова, но включает все основные признаки типа.

Корень мощный, черный, до 1.5 см толщ. Стебель сильно ветвистый, около 40 см дл., образует почти шарообразные кусты. Листья мясистые, струговиднозубчатые, до 6 см дл. и 2 см. шир., верхние ланцетовидно-продолговатые, почти цельнокрайные. Цветки многочисленные на концах ветвей в кистевидных соцветиях, при плодах удлиняющихся. Чашечка бледно-зеленая с розоватым оттенком, у основания раздвоенно-мешковидная, с короткими зубчиками, по краям с узкой беловатой каймой. Лепестки бледно-розовые, при сушке желтеющие, линейные, с отгибом до 12 мм дл. Подпестичные железки хорошо развитые, бурые. Плоды — стручочки до 3.8 см шир. и 2 см дл., по бокам ширококрылатые. Крылья более широкие, чем плод, от основания резко расширенные, по краям выгрызенно-зубчатые. Столбик конический, превращен в рожок до 3 мм дл. У основания стручочка имеются обращенные вниз шпорцевидные выросты в числе 2—6. Стручочек снаружи с сетчатым жилкованием, внутри разделен перегородкой на две неравные части, меньшая из них, составляющая 1/3 стручочка, бесплодная.

P. pterocarpum, как установил Комаров (1931), является наиболее примитивным в роде *Pugionium*. От других видов рода отличается более широкими, чем плод, крыльями, сравнительно большим развитием второго гнезда стручочка, отсутствием боковых рогов и гребешков на поверхности стручочка.

Приводим полный текст этикетки, собранных нами образцов: Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. оз. Тере-Холь, пески Эдер-Элезин, на песках 3 VIII 1979, М. Ломоносова, М. Данилов.

Здесь же найден псаммофит *Goldbachia ikonnikowii*: Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. оз. Тере-Холь, пески Эдер-Элезин, на песках под кустом караганы Бунге, 1 VIII 1979, М. Ломоносова, А. Красников.

G. ikonnikovii из Монголии описан в 1936 г. И. Т. Васильченко. Этот вид близок к *G. laevigata* DC., от которого отличается сетчато-жилковатыми (а не гладкими) стручочками, на верхушке постепенно суженными в длинный носик. Большинство видов рода *Goldbachia* DC. распространено в Средней Азии.

Гербарные экземпляры этих видов хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1936). О новом виде гольдбахии из Центральной Монголии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 2. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л., Изд. АН СССР. — Комаров В. Л. (1931). Род *Pugionium* Gärtn. и видообразование в экологической группе псаммофитов. Изв. Бот. сада АН СССР, 30, 5—6. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Флора СССР. (1939). Т. 8. М.; Л., Изд. АН СССР. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Ledebour C. (1844—1846). Flora rossica, 2. Stuttgart.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 11 XII 1980.

УДК 633.527.2(474.5)

Б. П. Кизене

FESTUCA DIFFUSA (POACEAE) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ЛИТОВСКОЙ ССР

B. P. KIZIENE. *FESTUCA DIFFUSA (POACEAE)* — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE LITHUANIAN SSR

На территории юго-восточной песчаной равнины Литовской ССР, в прирусловой пойме среднего течения р. Ула, на отрезке ее долины пос. Рудня—дер. Зервинос (Варенский р-н) найден критический вид *Festuca diffusa* (*F. rubra* ssp. *multiflora*). Он образует фрагментарно экстразональные сообщества Festuca diffusa + Equisetum palustre. Проникновение данного вида здесь связано, по-видимому, с иммиграцией растений из горных областей восточной части Центральной Европы.

Юго-восточная песчаная равнина Литовской ССР — своеобразный физико-географический район, выделенный A. Basalykas (1955), составной частью которого является ландшафтный заказник «Ула». Изучая растительность данного заказника, мы в 1980 г. летом впервые обнаружили критический вид *Festuca diffusa* Dumort (*F. megastachys* Hegetsch W., *F. rubra* L. ssp. *multiflora* (Hoffm.) Jir.) [1] в прирусловой пойме среднего течения р. Ула на отрезке ее долины пос. Рудня—дер. Зервинос (Варенский р-н).

Общее распространение растения и экологические условия местообитания его еще недостаточно выяснены, в том числе и на территории СССР. В книге Н. Н. Цвелева (1976) «Злаки СССР» он приведен для СССР в качестве разновидности *F. rubra* var. *planifolia* Hack. (=*F. rubra* ssp. *multiflora*), но без указания местонахождений. В других литературных источниках («Flora Republicii Socialiste România», 1972; Rothmaler, 1976) указывается, что этот вид распространен в Западной Европе, в частности в Румынии, на влажных лугах и среди кустарников.

Данный вид в пойме р. Улы образует фрагментарно экстразональные сообщества Festuca diffusa + Equisetum palustre. Сообщества расположены в виде узких полос вдоль русла и находятся над летним уровнем воды реки приблизительно на высоте 0.5 м в условиях переменного увлажнения. Почва пойменная, аллювиальная песчаная, слабозадерненная. Реакция почвы нейтральная (pH 6.8). Травостой простой, разреженный, проективное покрытие 40—50%. В травостое спутниками доминанта являются виды, отражающие временную переувлажненность почв: *Agrostis gigantea*, *Poa trivialis*, *Eupatorium cannabinum*, *Equisetum palustre*, *Epilobium palustre*, *Galium uliginosum*, *Lysimachia vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Myosoton aquaticum*, *Plantago major*, *Polygonum amphibium* var. *terrestre*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens*, *Scrophularia nodosa*, *Scutellaria galericulata*, *Veronica longifolia*.

Р. Ула пересекает флювиогляциальные террасовые равнины и полосу континентальных дюн, которые соединяются с более южными древнеаллювиальными песчаными равнинами — в юго-восточном направлении с Припятско-Полесской, в юго-западном — с Бебро-Наревской. Ширина долины р. Ула 0.4—0.5 км. Имеются сильно опесчаненная пойма и две надпойменные террасы.

Вышеуказанные географические связи р. Улы отражаются и во флоре и растительности ее долины, они имеют зональные особенности. М. П. Наткевичайте-Иванаускене (1969) включает юго-восточную песчаную равнину Литвы в Центральноевропейскую провинцию растительности в качестве особого района, занимающего переходное положение между Польской и Полесской подпровинциями, и считает ее одним из основных путей продвижения многих континентальных и субатлантических видов на северо-восток и северо-запад.

По флористическому районированию Северо-Запада европейской части СССР (Миняев, 1959) эта территория относится к Литовско-Белорусскому району Среднерусского округа, который характеризуется широким распространением

[1] Автор благодарит Н. Н. Цвелева за помощь, оказанную при определении вида.

сарматских видов и видов, связанных с горными областями восточной части Центральной Европы.

Появление *Festuca diffusa* в пойме р. Улы, согласно указаниям упомянутых авторов, связано, по-видимому, с иммиграцией из горных областей восточной части Центральной Европы. Путями иммиграции послужили долины более крупных рек — Вислы, Наревы, Бебры, Немунаса (Немана).

ЛИТЕРАТУРА

Миняев Н. А. (1959). Флористическое районирование Северо-Запада европейской части СССР. Тр. Лен. общ. естествоисп., 70, 1. — Наткевичайте-Иванаускене М. П. (1969). Характерные черты растительного покрова юго-восточной песчаной равнины Литвы. Путеводитель X Прибалтийской экспедиции. Совещ. бот. по юго-восточной части Литовской ССР. Вильнюс. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука. — Basalykas A. (1955). Lietuvos TSR Pietryčių smėlėtoji lyguma. VVU Mokslo darbai, 7. — Flora Republicii Socialiste România. (1972), 12. Bucureşti. — Rothmaler W. (1976). Exkursionsflora, 4. Kritischer Band. Berlin.

Институт ботаники АН ЛитССР,
Вильнюс.

Получено 17 III 1981.

УДК 581.9(571.6)

В. М. Старченко, Э. В. Бойко

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДЕ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

V. M. STARCHENKO, E. V. BOIKO. FLORISTIC FINDINGS IN THE WEST OF THE AMUR DISTRICT

Приведены данные о распространении на западе Амурской обл. 16 видов высших растений, из которых *Agropyron pectinatum*, *Kochia sieversiana*, *Pedicularis karoi*, *Serratula centauroides* являются новыми для флоры Дальнего Востока.

В течение 1977—1980 гг. мы проводили ботанические исследования левобережья р. Амура от пос. Пашково Облученского р-на Хабаровского края до пос. Игнашино Сковородинского р-на Амурской обл. Был выявлен ряд видов, новых или редких для флоры Дальнего Востока и Верхнего Амура, часть которых опубликована ранее (Бойко, Старченко, 1981). При работе использован гербарный материал, хранящийся в Биолого-почвенном институте ДВНЦ АН СССР (БПИ), в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР (ЦСБС). Названия таксонов приведены по сводке С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Agropyron pectinatum (Bieb.) Beauv.[1] Амурская обл., Сковородинский р-н, окр. пос. Игнашино, р. Томича, сухие склоны, часто, 7 VII 1980.

В. Н. Ворошилов (1966), Н. Н. Цвелев (1976) указывают как заносное растение для флоры Дальнего Востока близкий вид *A. cristatum* (L.) Beauv., единичные сборы которого известны из пунктов: Владивосток, Уссурийск, оз. Ханка, Николаевск-на-Амуре, Комсомольск-на-Амуре (VLA). *A. pectinatum* приводится для европейской части СССР, Кавказа, Средней Азии, Западной и Восточной Сибири (Цвелев, 1976). Нами *A. pectinatum* собран в естественном местообитании на сухих каменистых склонах, удаленных от населенных пунктов и проезжих дорог, где он произрастает вместе с *Delphinium grandiflorum* L., *Hieracium virosum* Pall., *Alyssum obovatum* (C. A. Mey) Turcz. По-видимому, в окрестностях пос. Игнашино проходит восточная граница ареала пырея гребенчатого.

Lolium perenne L. — пос. Игнашино, берег р. Амур, 30 VI 1980.

Для флоры Дальнего Востока ранее не отмечался (Ворошилов, 1966; Цвелев, 1976), хотя в Гербарии БПИ (VLA) имеются сборы из Владивостока, Хабаровска и пос. Пивань Хабаровского края.

---

[1] Злаки определены Н. С. Пробатовой, которой авторы выражают благодарность.

Kochia sieversiana (Pall.) C. A. Mey. — Амурская обл., г. Белогорск, сорное, вдоль дорог и у жилищ, 12 VIII 1980.

Этот вид указывается для Сибири («Флора Центральной Сибири», 1979). Для территории Дальнего Востока Ворошилов (1966) приводит другой вид — *K. scoparia* (L.) Schrad. Сборы *K. sieversiana* из районов Дальнего Востока в Гербариях Ленинграда (LE) и Владивостока (VLA) отсутствуют.

Amaranthus albus L. — пос. Игнашино, сорное, на берегу р. Амур, 19 VIII 1980.

Ворошилов (1966) указывает это сорное растение для Приморья и Среднего Амура. Во «Флоре Центральной Сибири» (1979) не отмечен и сборы его в ЦСБС (NS) отсутствуют. В Гербарии БПИ и БИНа (LE) хранятся экземпляры *A. albus*, собранные в Приморье и Амурской обл. (г. Благовещенск, ст. Серышево, с. Поярково). Местонахождение данного вида в пос. Игнашино можно считать самым западным из известных на Дальнем Востоке.

Aquilegia oxysepala Trautv. et Mey. — окр. пос. Игнашино, долинный лес, изредка, 12 VII 1980.

Широко распространенный в Приморье, на Амуре и в Охотии вид. В Гербариях Владивостока и Ленинграда хранятся многочисленные сборы из Приморского, Хабаровского краев и севера Амурской обл. Наиболее западное местонахождение растения — пост Перемыкина в верхнем течении Амура, сборы С. И. Коржинского 16 VIII 1881 (LE). Нами *A. oxysepala* собрана выше по р. Амур, где, очевидно, проходит западная граница ареала этого вида, отсутствующего в Восточной Сибири. В Гербарии ЦСБС имеются только два экземпляра *A. oxysepala*, собранные в ботаническом саду г. Иркутска.

Thalictrum squarrosum Steph. — окр. пос. Игнашино, долина р. Амур, луг, 21 VIII 1980.

Сибирско-монгольский вид, указываемый Ворошиловым (1966) для Верхнего Амура. В Гербарии БПИ имеются экземпляры из г. Сковородино (21 VII 1964, Н. С. Павлова) и пос. Большой Невер (23 VII 1964, П. Г. Горовой, Н. С. Павлова), найденные на ж.-д. насыпи. В Гербарии БИНа имеются только старые образцы К. И. Максимовича и Г. И. Радде без точного указания пунктов сбора. Нами вид встречен в естественном местообитании (заливной луг), где произрастает совместно с *Rosa davurica* Pall., *Astragalus adsurgens* Pall., *Chenopodium aristatum* L.

Schisandra chinensis (Turcz.) Baill. — окр. пос. Игнашино, каменистые береговые склоны р. Амур выше поселка, 17 VIII 1980.

Собранные растения находились в стадии вегетации, цветущие и плодоносящие экземпляры не обнаружены. И. Ф. Удра (1976) отмечает наиболее западное местонахождение лимонника на о. Сахалинском у пос. Игнашино. По-видимому, в районе пос. Игнашино проходит западная граница ареала вида.

Dontostemon micranthus C. A. Mey. —пос. Игнашино, р. Томича, сухой склон, 7 VII 1980.

Является обычным сорным растением песчаных степей, лугов и залежей Сибири («Флора Центральной Сибири», 1979). Приводится Ворошиловым (1966) для Верхнего Амура (г. Сковородино). В Гербарии БПИ имеется один экземпляр, собранный И. К. Шишкиным 26 VI 1921 в с. Лукьяновка Приморского края. Нами найден на каменистых склонах вдоль Амура. Здесь же произрастает другой вид донтостемона — *D. dentatus* (Bunge) Ledeb., отмеченный для Сибири в пос. Усть-Уров на р. Аргунь (NS).

Lotus corniculatus L. — г. Белогорск, сорное в огороде, 13 VIII 1980.

Отмечен Ворошиловым (1966) как заносное растение для Приморья. В Гербариях Владивостока и Ленинграда имеются сборы *L. corniculatus* из окр. г. Уссурийска (LE, VLA) и ст. Кангауз (Анисимовка) Приморского края (VLA).

Thermopsis lanceolata L. s. l. — пос. Игнашино, берег р. Амур, в массе, 30 VII 1980.

Вид широко распространен в степях юго-восточной Сибири. Для Дальнего Востока впервые отмечен Ворошиловым (1979) по сборам Н. С. Павловой 6 VII 1964 из пос. Джалинда Амурской обл. В Гербариях Владивостока и Ленинграда сборы этого вида отсутствуют.

Circaea mollis Siebold et Zucc. — пос. Игнашино, пойменный лес в долине р. Амур, 21 VIII 1980.

Вид широко распространен в Уссурийском флористическом районе. Из Амурской обл. имеются образцы П. Д. Ярошенко, собранные в окрестностях пос. Черняево (VLA), и сборы Г. И. Радде, К. И. Максимовича, С. И. Коржинского по р. Амур (LE). Наше местонахождение цирцеи мягкой — самое западное из известных. Так как в Сибири данный вид не встречается (единственное местонахождение близкого вида *C. lutetiana* L. — Березовая Гавань на р. Бирюсе), здесь, очевидно, проходит западная граница распространения *C. mollis* на территории СССР.

Syringa amurensis Rupr. — пос. Игнашино, смешанный лес на берегу р. Амур, 2 VII 1980.

Сирень амурская обычна в Приморье, на Среднем и Нижнем Амуре. В Гербариях Владивостока и Ленинграда имеются многочисленные образцы этого растения, собранные в бассейнах рек Зеи и Селемджи и по р. Амуру ниже г. Благовещенска. Д. П. Воробьев (1968) указывает, что *S. amurensis* на запад доходит до Буреинских гор; по мнению Удры (1976), этот вид встречается до пос. Большой Невер Сковородинского р-на. В окрестностях пос. Игнашино проходит западная граница ареала этого вида, в Центральной и Восточной Сибири представители сем. *Oleaceae* Hoffmgg. et Link не растут.

Pedicularis karoi Freyn — окр. пос. Игнашино, заболоченный луг, 6 VII 1980.

Вид широко распространен в Сибири. От близкого *P. wlassowiana* Stev. отличается наличием длинных ресничек при основании листьев (Введенский, 1955; «Флора Центральной Сибири», 1979). В Гербарии ЦСБС хранятся многочисленные сборы *P. karoi* из различных районов Читинской обл., включая междуречье рек Аргуни и Шилки. Для флоры Дальнего Востока вид приводится впервые, образцы его в Гербариях Владивостока и Ленинграда отсутствуют. Нами мытник Каро собран в его типичном местообитании — на заболоченном лугу.

Artemisia dracunculus L. — пос. Игнашино, долина р. Амур у устья р. Игнашинки, в массе, 22 VIII 1980.

Обычный вид полыни в Центральной и Восточной Сибири; указывается Ворошиловым (1966) для Верхнего Амура. На Дальнем Востоке собиралась в отдельных пунктах как заносное растение — пос. Джалинда Амурской обл., пос. Пивань Хабаровского края, г. Уссурийск Приморского края (VLA); г. Хабаровск, окр. г. Дальнереченска (LE).

Artemisia palustris L. — пос. Игнашино, долина р. Амур, сухой луг, в массе, 22 VIII 1980.

Довольно широко распространенная в Восточной Сибири полынь («Флора Центральной Сибири», 1979). В Гербарии Владивостока сборы этого вида отсутствуют, в Ленинграде хранятся образцы С. И. Коржинского из Перемыкино и В. С. Доктуровского из бассейна р. Тырма.

Видимо, в районе поселков Игнашин—Перемыкино—Джалинда проходит восточная граница распространения двух видов полыни — *A. dracunculus* и *A. palustris*.

Serratula centauroides L. — окр. пос. Игнашино, р. Томича, высокотравный склон, 22 VII 1980.

Распространенное в Центральной и Восточной Сибири растение, не указываемое для Дальнего Востока (Борисова, 1963). В Гербарии лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии ДВНЦ АН СССР имеется один экземпляр *S. centauroides*, собранный П. Г. Горовым 21 VII 1964 на ж.-д. насыпи у г. Сковородино и определенный как *S. komarovii* Iljin. Критический просмотр сборов *Serratula* в Гербариях Владивостока и Ленинграда не выявил растений, относящихся к *S. centauroides*. От *S. komarovii* новый для флоры Дальнего Востока вид хорошо отличается короткими (менее 10 см) олиственными до корзинок цветоносами и большим (не 1—2) числом корзинок. В окрестностях пос. Игнашино (р. Томича) *S. centauroides* произрастает в массе совместно с *Aconitum kusnezoffii* Reichenb., *Cirsium vlassovianum* Fisch.

Предварительный анализ собранных в окрестностях пос. Игнашино растений (около 500 видов) выявил значительное число видов, характерных для Сибири

и приведенных впервые для флоры Дальнего Востока или не отмеченных восточнее пос. Джалинда. К ним принадлежат *Serratula centauroides*, *Pedicularis karoi*, *Agropyron pectinatum*, *Artemisia palustris*, *Bupleurum sibiricum* Vest., *Thermopsis lanceolata*, *Lappula consanguinea* (Fisch. et Mey.) Guerke и *Scorzonera austriaca* Willd. (Бойко, Старченко, 1981). Однако большинство собранных видов характерны для маньчжурской флоры и отсутствуют в Сибири. К видам, обычным для Зее-Буреинского и Уссурийского флористических районов, западная граница ареалов которых проходит в районе исследования, можно отнести *Aquilegia oxysepala*, *Schisandra*, *chinensis*, *Circaea mollis*, *Syringa amurensis*, *Angelica cincta* Boissieu, *A. maximowiczii* (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim. Ворошилов (1966) ограничивает территорию Дальнего Востока на западе г. Сковородино Амурской области, однако мы считаем вполне возможным отнесение местности западнее г. Сковородино (до устья р. Амазар) в состав Зее-Буреинского флористического района.

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Э. В., Старченко В. М. (1981). Флористические находки в бассейне Амура. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 2. — Борисова А. Г. (1963). Род Серпуха — *Serratula* L. В кн.: Флора СССР, 28. М.; Л., Изд. АН СССР. — Введенский А. И. (1955). Род Мытник — *Pedicularis* L. В кн.: Флора СССР, 22. М.; Л., Изд. АН СССР. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Ворошилов В. Н. (1979). К флоре советского Дальнего Востока (дополнение IV). Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 113. — Удра И. Ф. (1976). Об уточнении ареалов дальневосточных древесных растений. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 102. — Флора Центральной Сибири, 1—2. (1979). Новосибирск, Наука. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 1 VI 1981.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (73)

Л. И. Малышев, Л. С. Плотникова

ВОПРОСЫ ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА В США (МАТЕРИАЛЫ III СОВЕТСКО-АМЕРИКАНСКОЙ БОТАНИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА)

L. I. MALYSHEV, L. S. PLOTNIKOVA. PROBLEMS IN PROTECTION OF THE PLANT WORLD IN USA (MATERIALS OF THE 3D SOVIET-AMERICAN BOTANICAL EXPEDITION ON THE PLANT WORLD CONSERVATION)

В 1978 г. авторы обследовали растительный покров некоторых районов США и собрали материал для ботанических садов СССР в период, когда участвовали в III Советско-Американской ботанической экспедиции по охране растительного мира. Посещены штаты Среднего Запада США: Висконсин, Южная Дакота, Вайоминг и Индиана. Большое внимание было уделено знакомству с вопросами организации охраны экосистем и генетического фонда флоры в США.

III Советско-Американская ботаническая экспедиция по охране растительного мира, как и две предыдущие, была организована в рамках соглашения между правительствами СССР и США 1974 г. о совместных исследованиях в области охраны окружающей среды (о I и II экспедициях см.: Головкин и др., 1979; Белолипов и др., 1980). С советской стороны основным организатором экспедиции был Главный ботанический сад АН СССР (ГБС). Координация работ проводилась Государственным комитетом по гидрометеорологии и контролю природной среды (Госкомгидромет). С американской стороны экспедицию организовал Кэри Арборетум (г. Милбрук, штат Нью-Йорк), входящий в систему Нью-Йоркского ботанического сада (координатор экспедиции — Thomas S. Elias).

Основная задача экспедиции — изучение редких и исчезающих растений: общее знакомство с различными нуждающимися в охране растительными объектами, обследование в природной обстановке редких и исчезающих видов растений, сбор гербария и живых растений для интродукции в ботанические сады (особенно из числа подлежащих охране, либо интересных в научном или экономическом отношениях), обмен опытом и информацией о проводимых в СССР и США мероприятиях по сохранению редких и исчезающих видов растений. В целях расширения обмена семенами, а также выработки представления об условиях интродукции было важно также ознакомиться с содержащимися в ботанических садах и арборетумах интродукционными коллекциями живых растений.

Поездка в США длилась с 18 VI по 25 VII 1978 г. От СССР в экспедиции приняли участие директор Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО АН СССР и заведующий Лабораторией систематики и флорогенетики этого сада Л. И. Малышев (г. Новосибирск) и старший научный сотрудник ГБС Л. С. Плотникова (г. Москва). Был совершен ряд автомобильных поездок и пеших экскурсий по северной половине Среднего Запада США (штаты Висконсин, Южная Дакота, Вайоминг и Индиана). Кроме того, были посещены ботанические, природоохранные и просветительские учреждения в городах Нью-Йорк, Мэдисон, Чикаго, Саут-Бенд и Вашингтон.[1]

[1] С 10 VIII по 16 IX 1978 г. экспедиция работала в СССР. Из американских ботаников в ней участвовали Thomas S. Elias (Кэри Арборетум), A. Spencer Tomb (Канзасский университет) и William A. Weber (Колорадский университет). Они обследовали растительный покров Новосибирской обл. (в окрестностях Академгородка) и Алтая.

В работе экспедиции приняли участие американские ботаники: по Висконсину — Hugh H. Iltis, S. Galen Smith, Frederick H. Hermann, Alex Lasseigne, Michael Nee; по Южной Дакоте — A. Spencer Tomb; по Вайомингу — A. Spencer Tomb, Ronald L. Hartman, James Tate и другие ученые; по Индиане — Theodore L. Crovello и другие ученые.

Экспедицию сопровождала ботаник Janice C. Coffey. Успех работы советских участников экспедиции во многом определялся содействием со стороны ряда американских ученых, пониманием ими целесообразности научного сотрудничества в области охраны окружающей среды. Плодотворной работе способствовали бывший президент Нью-Йоркского ботанического сада Howard S. Irwin, его вице-президент Ghillean T. Prance и заместитель куратора James L. Luteyn; директор Кэри Арборетума Williard W. Payne, его заместитель Thomas S. Elias, а также Robert Hebb и David Bulkeley; Janice C. Coffey из колледжа Куинз в Северной Каролине; Hugh H. Iltis, S. Galen Smith, Frederick H. Hermann, Alex Lasseigne и Michael Nee из Висконсинского университета; A. Spencer Tomb из Канзасского университета; Ronald L. Hartman из Вайомингского университета; James Tate из предприятия «Атлантик Ричфилд» в Колорадо; Theodore J. Crovello из Университета Нотр-Дам в Индиане и другие ученые. Авторы статьи считают своим долгом всем им выразить признательность.

Некоторые особенности флоры и растительности в местах обследования

Северо-восточная половина штата **Висконсин** в основном занята южноканадскими формациями широколиственного леса, местами — сосновыми формациями бореального типа. Местность подвергалась висконсинскому оледенению. Территория юго-западной половины штата в период до распашки европейскими поселенцами была покрыта аппалачскими широколиственными формациями, перемежающимися участками высокотравных степных формаций, характерных для прерий Великих равнин; покровного оледенения здесь не было.[2] Контактная полоса (экотон) обоих природных районов ориентирована с северо-запада на юго-восток; здесь проходят границы ареалов ряда видов, и в этом отношении данная полоса представляет собой «зону напряжения» (Gurtis, 1959).

Полевую работу в штате Висконсин члены экспедиции выполняли с 23 июня по 2 июля. Отправным пунктом был г. Мэдисон. Во время поездки на автомашине из этого города на северо-западное побережье оз. Мичиган мы изучали растительный покров в лесном массиве Кетл-Морэн, организованном как научная территория.[3] На всем пути следования мы видели животноводческие фермы молочного направления. Прерия почти повсеместно распахана, но местами сохранены участки неморальной растительности с преобладанием *Tilia americana*, *Acer saccharum* и *Quercus borealis*.

В резервате Риджес успешно сохраняется ряд редких видов растений, несмотря на высокую рекреационную нагрузку. Природная территория «Мыс Эммы Тоф» занята вторичным лесом из *Tsuga canadensis*; здесь наблюдается сукцессия в сторону хвойно-широколиственного сообщества с преобладанием *Pinus strobus*, *Fagus grandiflora*, *Betula lutea*.

Далее мы поехали в северную часть штата, по пути посетили индейскую резервацию Меномини и каньон Далз на р. Вулф Ривер, близ которого в перестойном смешанном лесу из *Pinus strobus*, *Acer rubrum*, *Quercus borealis* собрали ряд редких видов растений, среди них — *Medeola virginiana*.

В окрестностях оз. Блюбери-Лейк-Джуниэр, где мы изучали прибрежную и болотную растительность, произрастает ряд редких и нуждающихся в ох-

---

[2] Здесь и далее мы используем разработанную А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1964) классификацию растительного покрова Северной Америки.

[3] Научная территория (Germain et al., 1977) — это особая форма охраны природы. Она включает участки природной среды с хорошо сохранившейся флорой и растительностью или же с интересными геологическими и археологическими объектами. Назначение таких территорий — быть полевой лабораторией для научных исследований и содействовать популяризации идей охраны природы. Прежде чем объявить территорию научной, необходимо ее выкупить из частного владения. При этом используются средства общественных фондов или же неправительственных природоохранных организаций.

ране видов растений, в частности насекомоядное растение саррацения пурпуровая *Sarracenia purpurea*. Удалось наблюдать в цветущем состоянии распространенное растение водоемов — *Elodea canadensis*.

На лугах по обочинам шоссейных дорог в штате Висконсин обильно разрастаются заносные растения из Европы, которые создают красочный аспект, это: *Leucanthemum vulgare*, *Hieracium aurantiacum*, *H. piloselloides*. В других местах нередко преобладают евразиатские бурьяны *Melilotus officinalis*, *M. albus*. Обилие этих растений в местах, где природный растительный покров нарушен антропогенными воздействиями, свидетельствует о катастрофическом вытеснении местной флоры заносными растениями.

В один из дней мы ездили к оз. Верхнему со стороны п-ова Бейфилд с остановками по пути в нескольких пунктах для изучения растительного покрова сфагновых болот с зарослями *Chamaedaphne calyculata*, а также лесных растительных сообществ — первичных (*Pinus strobus* с *Tsuga canadensis*, *Acer saccharum*) и вторичных (*Populus tremuloides* с кустарниковым ярусом из *Vaccinium myrtilloides*, в наземном покрове с *Gaylussacia baccata*). На месте залежей местами разросся *Acer saccharum*, обеспечивающий оленям хорошую кормовую стацию.

Интересным для нас оказался берег оз. Кемп-Лейк, где обнаружен ряд редких растений: *Utricularia cornuta*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum tenellum*, а также *Isoëtes echinospora*, использование которого в коммерческих целях запрещено международной конвенцией о торговле (см. ниже). Особым объектом охраны должна быть бразения Шребера *Brasenia schreberi*, заросли которой обнаружены близ урочища Сильвания в лесном озерке с хорошо прогреваемой водой.

В округе Ричланд холмы покрыты лугами и широколиственными лесами. Местная луговая растительность подвержена пастбищной дигрессии, которая, однако, незначительна; преобладают представители рода *Poa*, а из синантропных растений — *Berteroa incana*, *Erigeron strigosus*. Лес характеризуется разнообразием широколиственных пород, здесь отмечены *Quercus alba*, *Q. borealis*, *Acer rubrum*, *Fraxinus americana*, *Ostrya virginiana*, *Carya cordiformis*; в довольно густом подлеске обычны *Diervilla lonicera*, *Rubus occidentalis*; в сплошном травянистом покрове преобладает разнотравье, из злаков обильны *Brachyelytrum erectum*, *Festuca obtusa*, из бобовых — *Desmodium glutinosum*.

По долине р. Висконсин в пределах округов Ричланд и Грант местная луговая растительность при длительном невыжигании как вторичная по происхождению замещается лесной, при этом пионерную роль играет *Juniperus virginiana*. Разрастаются также кустарники — *Rhus typhina*, *R. glabra*. На старых залежах восстановительные сукцессии растительности сопровождаются образованием обширных клоновых порослей из названных видов рода *Rhus* и гибридов между ними.

В штате **Южная Дакота** экспедиция (с 6 по 9 июля) обследовала горную местность Блэк-Хилз высотой до 1600 м над ур. м., покрытую преимущественно хвойными и хвойно-лиственными лесами с участками прерии по периферии. В северной части гор находится национальный лес с преобладанием в нем сосновых (Pinus ponderosa) и еловых (Picea glauca) формаций. Местность интенсивно посещают автотуристы. Режим использования этого национального леса допускает его частичную рубку. На лесосеках разрастается *Populus tremuloides*, пораженный в массе листовой нематодой.

В южной части гор мы видели участки нагорной низкотравной прерии и сосновые леса из *Pinus ponderosa*. Общий аспект местности напоминает лесостепь Центральной Сибири. В здешней прерии преобладают представители родов *Stipa*, *Koeleria*, *Potentilla*, *Selaginella*, *Artemisia* и др. Наряду с ними встречаются специфические американские роды, такие как *Lupinus*, *Yucca*, *Opuntia*, *Penstemon*.

В конце пребывания в Южной Дакоте мы ездили в северо-западную часть гор, там собирали растения на утесах близ водопада Рафлок Фолз на р. Спиэрфиш и в прерии на горе Уорен Пик, посетили памятник природы Девилз Тауэр, представляющий собою почти лишенный растительности базальтовый останец в форме высокоусеченного, почти цилиндрического конуса.

В штате **Вайоминг** экспедиция работала с 10 по 17 июля. Равнина в обследованной северо-восточной части штата занята в основном прерией, подвергшейся антропогенному воздействию. Для заповедной прерии Тандэр-Нейшнл-Граслэнд характерны плотнодерновинно-злаковые низкотравные степные формации с доминированием ксероморфных злаков (*Bouteloua gracilis*, *Aristida longiseta* и др.).

Близ р. Уайлд-Хорс-Крик в полупустынной нагорной прерии доминирует полукустарник *Artemisia tridentata*. Здесь обилие кактусов, а также ковылей и заносного растения *Hordeum jubatum*, которые являются бедствием для коров и лошадей: кактусы ранят ноги, а ости цветковых чешуй злака травмируют ротовую полость и гортань животных.

Экологическую проблему представляет в прерии также и *Artemisia tridentata*. Скот ее не ест, ею питаются только винторогие антилопы, сохранившиеся на заповедных участках. Поэтому это растение сильно разрастается в случае перевыпаса. Для борьбы с полынью трехзубчатой практиковалось ранневесеннее выжигание ее зарослей. Однако впоследствии было обнаружено, что заросли полыни способствуют снегозадержанию и тем самым поддерживают в полупустынной прерии благоприятное экологическое равновесие, необходимое для успешного произрастания здесь других видов растений, имеющих кормовое значение.

Горный район Вайоминга Биг Горн Маунтинз отличается преобладанием хвойных лесов при хорошо выраженной поясности и наличии высокогорной растительности (Despain, 1974). Ряд растений находится здесь у восточного предела распространения, вне экологического оптимума, поэтому они особо чувствительны к пагубным антропогенным воздействиям. В высокогорьях изолированно произрастают альпийские виды. Здесь нам удалось обнаружить ряд редких видов растений (*Aquilegia saximontana* и др.). Многие из них свойственны Скалистым горам, тогда как район Биг Горн Маунтинз является восточным пределом их распространения.

Флора высокогорий, где широко распространены известняки, образована в основном кальцефильными видами. Субальпийский пояс сильно расширен по вертикали вследствие неумеренного выпаса скота и образования обширных снежных заносов. Несъедобные для домашних животных заросли полыни трехзубчатой частично уничтожены в верхней лесной полосе опрыскиванием гербицидами и заместились здесь вторичной луговой растительностью (*Festuca idahoensis* и др.). На субальпийских лугах местами разросся под влиянием неумеренного выпаса скота *Lupinus argenteus*, содержащий алкалоиды и поэтому непоедаемый скотом.

Растительность лесного пояса представлена бореальными формациями. Более или менее четко прослеживается их вертикальная смена. У подножья склонов на высоте 1520—1830 м над ур. м. преобладают леса из *Pinus ponderosa*, которые выше сменяются формацией из *Pseudotsuga menziesii* (с примесью *Pinus flexilis*) и затем лесом из *Pinus contorta*. В верхней лесной полосе (2600—2900 м) обычны смешанные древостои из *Picea engelimannii* и *Abies lasiocarpa*.

В конце пребывания в Биг Горн Маунтинз мы ездили через г. Буффало на перевал Паудер Ривер Пасс (2930 м) для сбора высокогорных растений, произрастающих на горных породах кислого состава, затем возвратились в г. Рапид Сити, чтобы вылететь на самолете в штат Индиана.

В штате **Индиана** 20 июля заездом из г. Саут-Бенд мы посетили национальное побережье Индиана Дюнз для знакомства с сукцессиями растительности на дюнах южного берега оз. Мичиган, выявленные впервые экологом H. Cowles (Cowles, 1899; Komaiko, Schaeffer, 1973). Здесь хорошо видны последовательные стадии зарастания подвижных песков. Климаксовое сообщество, наиболее удаленное от современной береговой линии, имеет возраст около 10 тыс. лет. Оно представлено буково-кленовой формацией с разнотравным покровом, в которой доминируют *Acer saccharum* и *Fagus grandifolia*, но встречаются и многие другие широколиственные породы: *Liriodendron tulipifera*, *Fraxinus americana*, *Ulmus americana*, *U. rubra*, *U. thomasii*, *Quercus macrocarpa*, *Q. borealis*, *Tilia americana*, *Juglans nigra*.

Участники экспедиции были первыми советскими исследователями, по-

сетившими районы Среднего Запада США. Советские ученые собрали свыше 3900 гербарных образцов (с учетом дубликатов), представляющих около 1100 видов высших сосудистых растений, а также 87 образцов семян и 216 образцов живых растений. Гербарий собран в основном Л. И. Малышевым, а семена и живые растения — Л. С. Плотниковой. Основные гербарные образцы предназначены для постоянного хранения в ГБС, а дубликаты — в ЦСБС.

Деятельность ботанических учреждений

Советские участники экспедиции посетили Нью-Йоркский ботанический сад, Кэри Арборетум в г. Милбрук, Арнольд Арборетум и Гербарий Гарвардского университета в г. Бостон, арборетум и Гербарий Висконсинского университета в г. Мадисон, Полевой музей естественной истории и Мортон Арборетум в г. Чикаго, Университет Нотр-Дам в г. Саут-Бенд, Службу по охране редких видов (животных и растений) Департамента природных ресурсов США и Национальный музей естественной истории при Смитсоновском институте в Вашингтоне.

В экспозициях всех посещенных ботанических садов центральное место занимают дендрологические коллекции. Некоторые из этих учреждений официально называются арборетумами, хотя в действительности являются ботаническими садами. На основе живых коллекций в них проводятся исследования по интродукции растений и зеленому строительству. Исследования сырьевых, лекарственных и пищевых растений, а также в области цветоводства не ведутся или же не профилируют в работе учреждений. Как правило, в ботанических садах и арборетумах организована популяризаторская деятельность. Этому способствуют издание красочно оформленных путеводителей и привлечение общественности к деятельности учреждений, вплоть до создания добровольных обществ содействия («Друзья арборетума» и пр.).

В области теоретической ботаники преобладают работы по таксономии. Специалисты по систематике растений занимают в большинстве случаев ведущее положение в ботанических садах и арборетумах. Результаты, полученные с помощью классических методов таксономии растений, в настоящее время нередко дополняются данными химического анализа, кариологии и полученными при изучении объектов под сканирующим микроскопом. Флористические исследования ориентированы в основном на изучение растений США, а наряду с этим — тропических областей Центральной и Южной Америки.

Во всех Гербариях, которые мы посетили, образцы хранятся в металлических шкафах, которые, по единодушному мнению местных кураторов, лучше деревянных. В Гербариях США почти перестали употреблять полоски клейкой бумаги для монтажа сухих растений на листы. Вместо этого практикуется нанесение синтетического клея пульверизатором на нижнюю поверхность растений или скрепление сверху с помощью выпускаемой из шприца струйки быстросохнущего эластичного клея.

Ботанические сады и арборетумы выполняют большую роль в сохранении генофонда растений, пополняют коллекции живых растений. В Нью-Йоркском ботаническом саду создан коллекционный участок местной флоры. В арборетумах Кэри, Мортон и Висконсинского университета сохраняются участки природной растительности. Нью-Йоркский ботанический сад, Кэри Арборетум и арборетум Висконсинского университета выполняют специальные научные программы по разработке научных основ охраны растительного мира. В двух последних из названных учреждений для решения вопросов охраны растительного мира ведутся экологические исследования, где учитываются и животные обитатели экосистем.

В ботанических учреждениях США часть исследовательского процесса автоматизирована на основе широкого использования компьютеров (Van Devender, 1978). Отдел биологии Университета Нотр-Дам применяет технику для нужд биометрии и графопостроения. Компьютеры широко используются также для учета данных по составу и состоянию коллекций всех ботанических садов и арборетумов США (Brown, 1975). Все крупные ботанические сады США являются коллективными пользователями Регистрационного центра со штаб-

квартирой в Виргинии. Центр представляет собою автоматизированную информационно-поисковую систему, созданную под эгидой Американского садоводческого общества. В настоящее время обсуждается возможность организации компьютеризированной информационно-поисковой системы для оперативного получения информации по угрожаемым видам растений и животных (Rekas, 1976).

Отметим некоторые особенности посещенных нами научных учреждений.

В Нью-Йоркском ботаническом саду сооружен туннель для выращивания грибов и мхов в прохладных кондиционированных условиях. Гербарий сада включает 4 млн. образцов. Ежегодные пополнения составляют около 45 тыс. образцов. На базе Гербария исследуется флора Большого бассейна в США и флора Бразилии. По разработанным садом рекомендациям на крышах небоскребов в Нью-Йорке иногда выращиваются в контейнерах *Gleditsia triacanthos*, *Sophora japonica*, *Platanus acerifolia*. Посадки многих других деревьев, особенно хвойных, не удаются из-за сильной загазованности атмосферы и специфических условий произрастания.

Кэри Арборетум организован в 1971 г. Большое внимание здесь уделяется вопросам охраны растительного мира в связи с установкой линий электропередач высокого напряжения, урбанизацией и экологическим стрессом в развивающихся странах. На интродукционном питомнике выращивается семенной материал, собранный в СССР I и II Советско-Американскими ботаническими экспедициями по охране растительного мира. Лабораторное здание арборетума отапливается за счет аккумуляции энергии солнца.

Гарвардский университет — крупнейший центр по изучению растительного мира северо-восточных районов США. В принадлежащем университету Арнольд Арборетуме особо ценными являются разнообразные коллекции липы, клена и сирени. Из семян, собранных в Восточной Азии в первые десятилетия XX в., здесь выращены и сохраняются деревья, описанные Ch. Sargent как новые для науки виды, являющиеся, следовательно, живыми номенклатурными типами (Sutton, 1971). Гербарные коллекции Гарвардского университета составляют 4.3 млн. образцов, а ежегодные пополнения — около 20 тыс. Сотрудники этого университета изучают флору Новой Англии, орхидные Эквадора и Колумбии. В Ботаническом музее большое эстетическое впечатление производят изготовленные из стекла фирмы «Leopold and Rudolph Blaschka» изображения растений, отдельных их частей и тканей.

В Арнольд Арборетуме до сих пор сохраняются участки естественной растительности, которые, однако, подверглись сильному антропогенному воздействию. На этих участках изучаются сукцессии растительного покрова, вызванные деятельностью человека. Результаты этого исследования используются в штатах Массачусетс и Коннектикут, где около 20 лет тому назад произошла переориентация направления сельского хозяйства с зернового на животноводческое и во многих местах началось восстановление лесной растительности с сукцессиями в сторону климаксовых сообществ.

Главное направление деятельности арборетума Висконсинского университета — реконструкция и сохранение основных растительных сообществ территории Среднего Запада на основе выявленных J. Curtis (1959) закономерностей. На территории арборетума представлено 31 сообщество (прерия, различные типы леса, травяные болота, мочажинная и озерная растительность). Особо интересен участок «Прерия Джона Кэртиса», где проводятся многолетние наблюдения над восстановлением природной растительности после прекращения распашки и выпаса домашних животных. В результате сделано заключение, что для восстановления прерии и предохранения ее от зарастания лесной растительностью целесообразно периодическое выжигание ветоши. Этот вывод имеет общее значение для определения режимов заповедания прерии, саванны или степи (Greene, Curtis, 1950; Anderson, 1972).

На евтрофном оз. Уингра, расположенном на территории арборетума, проводятся комплексные экологические исследования по международной программе, результаты которых опубликованы более чем в 60 работах. Этот участок — образец долгосрочных детальных комплексных исследований влияния урбанизации на водную экосистему.

В Полевом музее естественной истории большой интерес для нас представил гербарий. Его составляют около 2 млн. образцов. Фототека гербария включает копии номенклатурных типов растений Берлинского гербария, уничтоженного во время второй мировой войны. Недавно закончено составление сводки по флоре Гватемалы. Сейчас сотрудники заняты обработкой материалов по флоре Коста-Рики.

В Мортон Арборетуме хорошо представлены пестролистные растения и формы деревьев с пирамидальной кроной.

Вопросы охраны растительного мира

Внимание к вопросам охраны растительного мира в ботанических учреждениях и в общественных кругах США усилилось с конца 60-х годов. В организационном отношении в этом плане имели значение принятые Конгрессом США законы: «Акт 1969 года о национальной политике по окружающей среде» и особенно «Акт 1973 года о находящихся в угрожаемом состоянии видах» («Endangered species act of 1973», 1973). О находящихся в угрожаемом состоянии видах ежемесячно выпускается технический бюллетень, который является печатным органом Управления по охране рыб и диких обитателей при Департаменте природных ресурсов США («Endangered species technical bulletin», 1976—1979). В научном отношении важным событием был организованный в 1976 г. при Нью-Йоркском ботаническом саде симпозиум по охране растительного мира Северной и Южной Америки.

В соответствии с «Актом 1973 года. . .» в США официально признаны два угрожаемых состояния растений и животных: 1) реальное — вид находится под угрозой вымирания на всем протяжении или значительной части ареала (endangered species), 2) потенциальное — вид может оказаться под угрозой вымирания в пределах обозримого будущего на всем протяжении или значительной части ареала (threatened species). Узаконенно положение о необходимости охраны «критических местообитаний», т. е. не только непосредственно самих растений, но прежде всего их природной среды обитания (Baker, MacBryde, 1976).

Основное направление политики в области охраны находящихся в угрожаемом состоянии видов растений в США определено в докладе ученого секретаря Смитсоновского института Конгрессу США («Report on endangered. . .», 1975). В качестве лучшего способа, обеспечивающего выживание таких растений, предложено принять сохранение условий их обитания, тогда как введение в культуру или искусственное разведение признаются неудовлетворительными способами сохранения видов. Их можно применять лишь в крайних случаях (когда вымирание неминуемо) с целью последующего возвращения вида в естественную среду обитания. Наряду с общими рекомендациями доклад включает списки видов растений: 1) используемых в коммерческих целях, 2) недавно (или только предположительно) вымерших, 3) находящихся в реально или потенциально угрожаемом состоянии.

В докладе отмечено, что в континентальной части США, включая Аляску, находится в реально угрожаемом состоянии 761 вид, подвид и разновидность растений, в потенциально угрожаемом состоянии — 1238 таксонов, наконец, вымерли за последние 300 лет около 100 видов. Всю флору (без учета заносных растений) составляют около 20 тыс. видов высших сосудистых растений.[4]

Особенно много нуждающихся в охране растений имеется в Калифорнии, Техасе и Флориде. Весьма угрожаемое положение для флоры в целом сложилось на Гавайских островах с их очень высоким уровнем эндемизма. Из 2200 видов растений там находятся в реально угрожаемом состоянии 639 таксонов, в потенциально угрожаемом — 194, уже вымерли 255, что составляет 48.4% флоры.

После уточнения списков растений, находящихся в угрожаемом состоянии,

---

[4] В действительности во флоре США меньше 20 тыс. видов растений. По уточненным данным, во всей Северной Америке, за исключением Мексики, Гавайского архипелага и островов Карибского моря, но с учетом Канады и Гренландии, произрастает 16 274 вида. В дальнейшем, после инвентаризации, эта цифра может увеличиться или, наоборот, уменьшиться (за счет устранения синонимов) до 10% («A provisional checklist. . .», 1978).

составленных в Смитсоновском институте, с учетом поступивших критических замечаний Департамент природных ресурсов США обнародовал в 1976 г. в федеральном регистре перечень около 1700 видов сосудистых растений США (включая флору Гавайских островов), которым предлагается присвоить в законодательном порядке статус находящихся в реально или потенциально угрожаемом состоянии («Endangered and threatened. . .», 1976). В 1978 г. число таких видов составило 1783. В этом же году опубликован отдельным изданием иллюстрированный перечень находящихся в угрожаемом состоянии видов растений (Ayensu, De Filipps, 1978).

Несмотря на многочисленные предложения, под охрану государства в США фактически взяты только немногие растения. Так, к 1978 г. действие «Акта 1973 года. . .» распространено лишь на 11 реально угрожаемых таксонов: *Baptisia arachnifera*, *Betula uber*, *Dudleya traskiae*, *Erysimum capitatum* var. *angustatum*, *Oenothera avitata* ssp. *eurekensis*, *O. deltoides* ssp. *howellii*, *Pedicularis furbishiae*, *Swallenia alexandrae*, *Trillium persistens*, *Vicia menziesii*, *Zizanie texana*, а также на два вида, находящихся в потенциально угрожаемом состоянии: *Aconitum novoberacense*, *Astragalus perianus* («Determination. . .», 1978; «Rulemaking. . .», 1978). Это, видимо, связано с тем, что законодательная охрана генофонда флоры считается весьма дорогим мероприятием. В рамках конституционного законодательства США отсутствует возможность запретить землевладельцам использование на принадлежащей им территории редких растений, вырубку леса, распахивание целины или сооружение водохранилищ. Наиболее радикальным способом охраны флоры остается в этом случае покупка государством или частными организациями участков земли для того, чтобы ввести на них те или иные режимы природопользования, обеспечивающие сохранение представителей флоры. При таком решении проблемы нет смысла охранять отдельные виды растений, кроме имеющих коммерческое значение. Поэтому вопросы охраны видов растений обычно не отделяются от сохранения редких или типичных растительных сообществ. Предполагается, что защита среды обитания обеспечивает в конечном итоге сохранение растительного покрова в целом.

Действующая в США система охраны растительного покрова может стать достаточно эффективной, если под охрану будет взято большое число природных территорий, сохранится сравнительно высокий уровень экологической культуры населения и останется непопулярным собирательство населением дикорастущих растений в пищу, для букетов или в медицинских целях.

Для сохранения растительных объектов важное значение имеет развитая в США система национальных парков. Они используются для рекреации и туризма. Создание в национальных парках дорожно-тропиночной сети и оборудование мест для кемпингов позволяют регулировать распределение рекреационной нагрузки на местность. Привлечение большого числа посетителей обеспечивает финансовую прибыль, в то же время позволяет популяризировать идеи охраны с помощью путеводителей в буклетов, а также создаваемых на охраняемых территориях небольших музеев.

В Висконсине и некоторых других штатах практикуется организация так называемых научных территорий (Germain et al., 1977).

Уместно особо подчеркнуть, что охрана растительного мира в США затруднена системой частного землепользования, недостаточной координацией исследовательских работ этого плана, отсутствием критической сводки по современной флоре страны в целом.

Законодательство США не в состоянии полностью предотвратить торговлю такими находящимися в угрожаемом состоянии растениями, как кактусы, некоторые орхидные, американские виды женьшеня (*Panax quinquefolium*, *P. trifolium*). «Акт 1973 года. . .» запрещает перевозку в коммерческих целях из штата в штат или за пределы страны охраняемых растений, однако внутри штатов торговля беспрепятственна, что способствует процветанию контрабандного вывоза. Это же обстоятельство может быть препятствием к соблюдению Международной конвенции 1973 г. о международной торговле находящимися в угрожаемом состоянии видами дикой фауны и флоры, ратифицированной Конгрессом США в 1975 г.

ЛИТЕРАТУРА

Белолипов И. В., Некрасов В. И., Плотникова Л. С. (1980). Советско-Американская ботаническая экспедиция в Скалистые горы. Бюл. ГБС АН СССР, 117. — Головкин Б. Н., Некрасов В. И., Скворцов А. К. (1979). Советская ботаническая экспедиция в США. Бюл. ГБС АН СССР, 111. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1964). Мелкомасштабное обзорное картирование растительного покрова Северной Америки. Тр. БИН, сер. 3, 16, Геоботаника. — A provisional checklist of species for flora of North America (Revised). (1978). Ed. by S. G. Shetler and L. E. Skog. Missouri Bot. Garden. — Anderson R. C. (1972). Curtis Prairie, the University of Wisconsin Arboretum: the use of fire as a management tool on the Curtis Prairie. Madison. — Ayensu E. S., DeFilipps R. A. (1978). Endangered and threatened plants of the United States. The Smithsonian Institution and World Wildlife Fund. Washington. — Baker G. S., MacBryde B. (1976). The endangered and threatened plant program of the U. S. fish and wildlife service. ASB Bul., 23, 3 : 141. — Brown R. A. (1975). American horticultural society; plant records Center. In: Computers in biological collections: 95. London, N. Y. — Cowles H. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan. Bot. Gaz., 27 : 95—117, 167—202, 281—301, 361—391. — Cowles H. C. (1901). The physiographic ecology of Chicago and vicinity. Bot. Gaz., 31 : 73—108, 145—182. — Curtis J. T. (1959). The vegetation of Wisconsin. Univ. of Wisconsin Press. — Curtis J. T., Partch M. L. (1948). Effect of fire on the competition between blue grass and certain prairie plants. Amer. Midl. Nat., 39 : 437. — Daniel G. (1977). Dune country. (A guide for hikers and naturalists). Swallow Press, Chicago. — Despain D. G. (1974). Vegetation of the Big Horn Mountains, Wyoming, in relation to substrate and climate. Ecol. Monogr., 43, 3 : 329. — Determination that various plant taxa are endangered or threatened plants. (1978). Federal Register, 43, 81 : 17909. — Endangered and threatened species of plants. (1976). Federal Register, 41, 117 : 24523—24572. — Endangered Species Act of 1973. (1973). United States of America Public Law: 93. Washington. — Endangered species technical bulletin. (1976—1979) 1—4. Dept. of Interior, U. S. fish and wildlife service, Endangered species program. Washington. — Extinction is forever. (1977). Ed. by G. T. Prance, T. S. Elias. Bronx, New York. — Germain C. E., Tans W. E., Read R. H. (1977). Wisconsin scientific areas 1977, preserving native diversity. Techn. Bul., 102. Dept. Nat. Res, Madison, Wisconsin. — Greene H. C., Curtis J. T. (1950). Germination studies of Wisconsin prairie plants. Amer. Midl. Nat., 43, 1 : 186. — Komaiko J., Schaeffer. (1973). Doing the dunes. Indiana. — Rekas A. M. (1976). Computerized information systems for threatened and endangered species. ASB Bul., 23, 3 : 144. — Report on endangered and threatened plant species of the United States, presented to the Congress of the United States of America by the Secretary Smithsonian institution. (1975). U. S. Government Printing Office. Washington. — Rulemaking Actions — April 1978. (1978). Endangered species Techn. Bul., 3, 5 : 6. — Sutton S. B. (1971). The Arnold Arboretum: the first century. Harvard Univ., Boston. — Van Devender R. W. (1978). Computers, curators, and catalogs. ASC Newsletter, Association of Systematics Collections, 6, 3 : 25.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск,
Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 24 IX 1979 г.

Л. С. Плотникова

ОХРАНА РАСТЕНИЙ В США

L. S. PLOTNIKOVA. THE PROTECTION OF THE PLANTS IN USA

Излагаются проблемы охраны флоры и растительности в США, с которыми автор знакомилась во время трех поездок в США в 1977, 1978, 1979 гг., осуществленных в плане реализации межправительственного соглашения в области охраны окружающей среды.

Вопросы охраны природы в США начали широко обсуждаться в 60-х годах. Первые законодательства об охране видов, находящихся под угрозой исчезновения (Акты 1966 и 1969 гг.) касались только животных и не включали растения. Впервые в «Акте о находящихся в угрожаемом состоянии видах 1973 года» («Endangered species act of 1973», 1973) была подтверждена необходимость организации охраны растений и определены пути и методы охраны.

Большое значение для решения этой проблемы имела Международная конвенция 1973 г. о международной торговле редкими видами дикой фауны и

флоры, ратифицированная Конгрессом США в 1975 г. Согласно конвенции, был запрещен вывоз видов, находящихся на грани исчезновения, и упорядочена торговля видами, находящимися в угрожаемом состоянии.

Конкретные меры по сохранению редких и исчезающих растений разрабатываются целым рядом научных учреждений и организаций США, таких как Министерство сельского хозяйства (Department of Agriculture), служба охраны почв (The Soil Conservation Service), служба леса (The US Forest Service), Министерство внутренних дел (Department of Interior) и отдел ботаники Смитсоновского института (Department of Botany in the Smithsonian Institution), направляющий и координирующий работу вышеназванных учреждений по охране природы.

Основные принципы организации охраны флоры и растительности в США были изложены в докладе ученого секретаря Смитсоновского института Конгрессу США в 1975 г. («Report on endangered. . .», 1975).

В настоящее время в США составлены общенациональные списки видов растений разных категорий, списки редких видов отдельных штатов для учета современного состояния флоры и организации мониторинга в природе за их динамикой. Составлены также списки видов, используемых в коммерческих целях, для осуществления контроля за торговлей. Проводится работа по выяснению возможных причин сокращения ареалов видов и разрабатываются рекомендации по их охране.

Наиболее целесообразной, по мнению американских ботаников, является охрана видов растений в их естественных, природных местообитаниях и охрана самих местообитаний, тогда как культивирование видов, искуственное размножение растений рекомендуется использовать лишь в случае невозможности сохранения их в природе, но при этом обязательна последующая репатриация их в естественные местообитания. Необходимо проводить картирование местонахождений редких видов, мониторинг популяций. Все сведения по редким видам, подлежащим охране, рекомендуется собирать постоянно, оценивать их, публиковать, пропагандировать среди широких масс населения.

В настоящее время в США используется такая классификация видов, нуждающихся в охране.

1) Виды, для которых существует опасность исчезновения на всей или на значительной части ареала (endangered species). Они обычно редки, имеют ограниченное географическое распространение и растут в местах, подвергающихся воздействию человека, вследствие чего их ареалы могут сокращаться. Некоторые виды, наиболее ценные в хозяйственном отношении, подвергаются хищническому истреблению. Многие виды имеют узкоэндемичные ареалы, специализированны в экологическом отношении, встречаются лишь на песках, осыпях, скалах, серпентинах, кислых или щелочных почвах и т. д. Обычно такие виды отличаются низкой репродуктивной способностью.

2) Виды, находящиеся в угрожаемом состоянии (threatened species). Для них в настоящее время нет опасности исчезновения. Они обычно редки, имеют ограниченное распространение и также могут встречаться в специфических экологических условиях. Но их местообитания в природе не подвергаются столь значительному воздействию со стороны человека, как у видов первой категории. Обычно популяции этих видов более крупные и встречаются на больших часто уже охраняемых территориях.

Кроме того, выделены вероятно исчезнувшие виды (extinct species), т. е. виды, не обнаруженные в известных ранее местах обитания. Поскольку флора изучена еще недостаточно хорошо, существует возможность найти эти виды в новых местах, поэтому можно говорить только о «вероятно исчезнувших видах». Так, ряд видов был найден в период или по окончании составления списка после неоднократных поисков, это — *Petalostemum reverchonii* (Техас), *Betula uber* (Виргиния) и др. Это лишний раз подтверждает, что категория вида может измениться с углублением флористических знаний.

Общенациональные списки видов различных категорий составляли на основе гербарных данных и сведений, опубликованных в региональных «Флорах» и «Флорах» отдельных штатов, из которых отбирали виды с ограниченным распространением, их местонахождения уточнялись по гербарным материалам.

При решении вопроса, к какой категории следует отнести тот или иной вид, учитывается: подвержено ли нарушению местообитание вида, широко ли он используется в коммерческих целях, подвергается ли болезням, как воспроизводится и как реагирует на воздействие антропогенных факторов.

В настоящее время составлены списки редких видов всех покрытосемянных, голосемянных и папоротников. В списки включены виды только со статусом редкости для территории США; если же редкий вид встречается также вне США, он не попадает и список, поскольку его статус за рубежом часто неизвестен. Виды редкие для одного штата и обычные для другого в списки тоже не включены. Полнота сведений о редких видах зависит от изученности флоры в целом. До сих пор не опубликована «Флора» всех штатов США; флора разных районов страны изучена неодинаково. Наиболее исследована флора Северо-Востока, значительно хуже — Юго-Запада США, не составлена полная «Флора» района от Флориды до Луизианы, нуждается в доработке «Флора» Аляски. Все это имеет большое значение при составлении списков видов, нуждающихся в охране, и оценке их статуса.

Каждый штат США имеет свою программу изучения редких видов, учитывающую своеобразие природных условий, интенсивность освоения территорий, степень изученности флоры и т. д. Пока лишь немногим более чем для тридцати штатов имеются списки редких и находящихся в опасности видов, но по ним не всегда можно судить о действительном состоянии флоры штата, так как в разных штатах не было единообразного подхода при выделении категорий. Так, например, в штате Вермонт к редким отнесены альпийские и субальпийские виды, так как площадь, покрытая альпийской и субальпийской растительностью, в этом штате очень мала и нарушается интенсивным строительством (Countryman, 1980). В штате Нью-Гэмпшир для охраны рекомендованы многие виды, граница ареала которых проходит по территории штата (Grow, Storks, 1980). В штате Коннектикует изучение редких видов проводится по программе, разработанной для каждой из экообластей, выделенных в зависимости от типа ландшафта, почвы, гидрологии и климата (Mehrhoff, 1980). В ряде штатов в списки внесены виды, для которых рекомендовано ограничение сбора, что не всегда определяется статусом вида, свидетельствующем о необходимости его охраны. Включение вида в такой список вызвано его хищническим истреблением из-за его ценности в хозяйственном отношении. Целью составленных списков является получение научной информации об ареале вида, его статусе, на основе чего должны выбираться методы его охраны.

В качестве следующего этапа после составления списков предложено картирование ареалов редких видов. Оно помогает выявить территории с наибольшим сосредоточением редких видов. Поскольку невозможна организация повсеместной охраны 2 тыс. видов, нуждающихся в ней, картирование дает возможность определить очередность заповедания территорий на основании числа произрастающих на ней редких видов. Выделены следующие центры высокого эндемизма в США: Флорида, Алабама, Джорджия, Техас, Калифорния. Значительным эндемизмом отличаются территории штатов Невада, Аризона, Юта, также северо-запад штатов Орегон и Вашингтон. Наименьшее число эндемиков отмечено на территориях, подвергавшихся оледенению: района Великих озер, Северо-Востока США, а также района Большого бассейна. Определение тенденции качественного и количественного развития популяций редких видов, на чем основан выбор тех или иных средств по их охране, производится путем мониторинга. Большое значение в планировании мер охраны придается изучению причин редкой встречаемости того или иного вида. Так, например, реликтовые эндемики, встречающиеся на ограниченных территориях, подвергаются вымиранию из-за низкой способности к возобновлению вследствие неполноценности их семян и пониженной способности к вегетативному размножению. Их стенотопность в одних случаях объясняется узкой экологической специализацией, а в других — неконкурентоспособностью на территориях, менее специализированных в экологическом отношении. При выращивании таких видов в культуре, где отсутствует конкуренция, многие из них проявляют известную пластичность. Так, реликтовый вид *Franklinia alatamaha* хорошо растет в культуре на территории штатов Вашингтон, Нью-Йорк, Нью-Джерси, Массачусетс.

Напротив, узкие ареалы многих неоэндемиков могут свидетельствовать о недостаточности времени их формирования. Подходы к охране таких разных по своей природе редких видов должны быть совершенно разными.

По сведениям, помещенным в докладе Конгрессу («Report on endangered. . .», 1975), вся флора США без Гавайских островов насчитывает около 20 тыс. видов. Уже исчезли 100 видов (0.5%), к категории «находящихся в опасности» относится 761 вид (3.8%), к категории «угрожаемых» — 1238 видов (6.1%), т. е. 1999 видов, или около 10% всей флоры, находится в неблагополучном состоянии. Еще хуже обстоит дело с флорой Гавайских островов, насчитывавшей 2200 таксонов, из которых 255 (11.6%) уже исчезли, 639 (29%) имеют статус «находящихся в опасности», 194 (8.8%) находятся в угрожаемом состоянии, т. е. 833 вида, или около 43% всей флоры, нуждаются в принятии срочных мер по охране.

Анализ списка исчезнувших видов показывает, что в нем шире других представлены семейства сложноцветных, бобовых, злаковых, губоцветных, среди которых много декоративных и хозяйственно ценных видов. Представители этих же семейств, а также кактусовых, лилейных, лютиковых значительно преобладают над другими и среди категорий видов, находящихся в опасности исчезновения и в угрожаемом положении. У американских ботаников вызывают опасение нарастающие темпы исчезновения видов. Так, Th. Elias (1977) приводит следующие цифры: с 1800 до 1850 г. исчезло 4 вида, с 1851 по 1900 — 41 вид, с 1901 по 1950 — 45. Он называет причины, приводящие к увеличению числа растений, «находящихся в опасности», а также к вымиранию видов. Так, 90% всех видов этой категории были отнесены сюда вследствие нарушения условий их местообитания (строительство дорог, осушение болот, коммерческая эксплуатация, урбанизация). Другие причины: интродукция видов главным образом из Европы, которые оказываются более конкурентоспособными и вытесняют местные виды; появление заболеваний, принесенных интродуцированными растениями (например, голландская болезнь); отсутствие опылителей или уменьшение их числа; климатические изменения. Последняя причина относится к числу естественных и действует крайне медленно по сравнению с теми, которые вызываются все более активной деятельностью человека.

Организация охраны растений в США сильно затруднена принадлежностью 70% всех земель частным лицам. На этих землях не действуют законы об охране видов растений, так как растения являются собственностью хозяев земли. В настоящее время приобретает все большее распространение практика скупки земли у частных владельцев с целью сохранения местообитаний редких видов. Охрана редких видов осуществляется в национальных парках и лесах, расположенных на землях, принадлежащих федеральному правительству и властям штатов (занимают 30% территории), в охраняемых зонах морских побережий и берегов рек, на так называемых научных территориях, а также в ботанических садах. Перечисленные типы охраняемых территорий имеют разные статусы и режимы использования. На землях национальных парков исключаются все виды хозяйственной деятельности и различные другие вмешательства, в том числе и имеющие своей целью уход за санитарным состоянием насаждений: категорически запрещается проводить санитарные рубки, борьбу с пожарами, насекомыми-вредителями и т. д. На всей территории парков запрещены сбор семян, ягод, грибов, отстрел животных; ужение рыбы разрешается по лицензиям в специально отведенных для этого местах. В то же время разрешено широкое посещение парка населением. Вход и въезд в парки платные. Все парки имеют хорошую сеть шоссейных и пешеходных дорог, специальные места для кемпинга и административный центр, где организуются выставки и продажа книг, проводятся лекции по охране природы, демонстрируются научно-популярные фильмы; выпускается множество брошюр, рекламирующих достопримечательности парка, и изложены правила поведения на его территории. Первый и самый крупный национальный парк — Йелоустонский — находится в штате Вайоминг, он основан в 1872 г. Второй по величине парк — Гран Титон — создан в 1929 г. в этом же штате. Первоначально территория этого парка была небольшой, и лишь после неоднократных покупок частных земель к 1950 г. парк занял площадь свыше 800 км^2. В обоих парках ныне охраняются свыше

1 тыс. видов растений, разнообразные типы растительности (от полупустынной до альпийской), множество видов птиц, животных, геологических объектов и т. д. Парки, расположенные на землях штатов, отличаются от национальных меньшими территориями.

Иной тип пользования свойствен национальным лесам. Первые национальные леса были созданы в Америке в 1891 г. Они также находятся под охраной государства, входя в систему национальной службы леса (The National forest system). На их территории разрешены в ограниченном масштабе некоторые виды хозяйственной деятельности вплоть до рубки леса.

Широко распространен такой тип заповедания, как охрана морских и речных побережий. Так, например, на берегу оз. Мичиган в штате Индиана на небольшой территории охраняются различные типы растительности, отражающие сукцессионные процессы от первоначальной стадии зарастания дюн до климакс-ассоциации.

Абсолютному заповеданию подлежат так называемые научные территории (scientific areas), на которых проводятся экспериментальные исследования научно-исследовательскими учреждениями или университетами. Площадь их обычно невелика и имеются они не в каждом штате. Так, в Висконсине насчитывается 150 таких территорий.

Подлежат заповеданию и отдельные объекты: окаменевшие остовы деревьев, выдающиеся по возрасту или размерам деревья, некоторые скалы.

Значительную роль в охране природы играют ботанические сады. Одни из них, как, например, Нью-Йоркский ботанический сад в Бронксе, имеют заповедные участки типичной зональной растительности, другие — осуществляют службу наблюдения за состоянием растительности в подведомственных им территориях (ботанический сад в Денвере в штате Колорадо проводит такую работу в национальном лесу Арапаха, где находятся ассоциации реликтовой сосны *Pinus aristata*).

В коллекциях ботанических садов сохранились виды, ныне исчезнувшие из природных местообитаний, это — *Franklinia alatamaha*, *Dudleya traskiae*, *Juncus pervetus*, *Cordylanthus palmatus*. Ботанические сады широко пропагандируют научные знания и идеи в области охраны природы, организуют специальные лектории, выставки книг и растений, печатают буклеты. Необходимо отметить положительное значение активной популяризаторской деятельности американских ботаников, способствующей развитию высокого уровня экологической культуры населения. Большую отрицательную роль в деле охраны природы играет частная собственность на землю, тормозящая и даже исключающая во многих случаях проведение в жизнь законов по охране растений. Недостаточное внимание в США уделяется интродукции редких видов и изучению их адаптационных возможностей, что объясняется отсутствием единого центра, координирующего деятельность ботанических садов, каким в Советском Союзе является Совет ботанических садов СССР.

В плане развития международного сотрудничества в области охраны окружающей среды намечается постановка совместного эксперимента по выявлению амплитуды приспособляемости некоторых редких видов обеих стран.

ЛИТЕРАТУРА

Countryman W. D. (1980). Vermont's endangered plants and the threats to their survival. Rhodora, 82, 829 : 163. — Cowles H. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of the lake Michigan. Bot. Gaz., 27 : 95—117, 167—202, 281—301, 361—391. — Crow G. E., Storks J. M. (1980). Rare and endangered plants of New Hampshire: a phytogeographic viewpoint. Rhodora, 82, 829 : 173. — Elias Th. S. (1977). An overview. Extinction is forever. Bronx, New York. — Endangered species act of 1973. (1973). United States of America Public Law: 93. Washington. — Mehrhoff L. J. (1980). Connecticut's endangered species program. Rhodora, 82, 829 : 141—144. — Report on endangered and threatened plant species of the United States, presented to the Congress of the United States of America by the Secretary Smithsonian institution. (1975). U. S. Government Printing office. Washington.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 6 I 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 584.524.4 (211.7) (798)

Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra. Edited by L. L. Tieszen. Ecological Studies, 29, 1978 : 1—686. (Растительность и экологические аспекты продуктивности арктической тундры Аляски. Под ред. Л. Л. Тисзена, 1978)

N. V. MATVEYEVA. (*A REVIEW*)

Исследования в рамках Международной биологической программы (МБП) получили большой резонанс во всем мире. В пределах Тундрового Биома (так были определены территории, расположенные к северу от границы леса) они были особенно интенсивны, и между исследователями разных стран поддерживались тесные и плодотворные контакты, результатом чего явились совместные сборники, содержащие информацию о проводимых работах.

Рецензируемая книга — итог ботанических исследований, проводимых в 1970—1974 гг. на одной из станций МБП на Аляске — самой северной точке североамериканского континента — мысе Барроу. По содержанию — это коллективная монография, по форме — отчасти сборник, так как статьи имеют порядковую нумерацию, персональное авторство и собственный список литературы. В кратком Введении, которое написано редактором издания L. Tieszen, дана информация о месте, сроках и характере проведенных исследований. Далее приводится список 49 авторов с указанием их служебных адресов. 27 статей в книге сгруппированы в 3 раздела.

Раздел I «Флористика, растительность и первичная продуктивность» (с. 9—237) включает 9 статей и поделен на 2 подраздела: Iа — «Сосудистые растения» и Iб — «Споровые растения».

Подраздел Iа начинается с «Введения» (с. 3—18), которое написано Tieszen. В нем даны описание геологического строения, климата и история освоения человеком района мыса Барроу. Приведены карта распространения тундровой растительности в пределах североамериканского материка, геоморфологическая схема окрестностей Барроу, профиль микрорельефа через полигональную систему, графики температурного режима и теплового баланса, таблицы со средними климатическими показателями, аэрофотоснимки, из которых ясно, что станция МБП Барроу располагалась на обширной приморской низменности в системе полигональных болот с полигонами, имеющими форму неправильных 4—5 многоугольников и различный характер поверхности (вогнутую, плоскую и выпуклую). Нельзя признать удачным выбор заболоченных местообитаний для проведения исследований, ставящих задачей отразить наиболее существенные моменты структуры и функционирования тундровых экосистем, так как болота не являются зональным типом растительного покрова тундровой зоны. Это следует иметь в виду, используя материалы несомненно очень полезной и информативной книги для сравнения с аналогичными данными по другим частям Арктики. Автор объясняет, что выбор такого типа ландшафта был определен относительно низким биологическим разнообразием здесь как растительности, так и животного населения, что облегчало задачу исследований.

Следующая статья «Растительность, флористика и фитогеография Северной Аляски» (с. 19—36) написана D. Murray. Обсуждаются принципы зонального деления арктических безлесных территорий и определяется зональное положение Барроу. В соответствии с различными представлениями, территория Барроу отнесена к средней Арктике (по N. Polunin, 1951), подзоне арктических тундр (по В. Д. Александровой, 1970) или 2-й флористической зоне (по: S. Young, 1971). Рассматриваются вопросы происхождения флоры, флористические и фитогеографические особенности арктической Аляски, описываются наиболее характерные растительные сообщества.

Третья, центральная статья раздела «Пространственные и временные изменения растительности и ее продуктивность» (с. 37—112) написана P. Webber. В статье рассматриваются факторы, влияющие на распределение растительности, жизненных форм, видов, различия в продуктивности, сезонные изменения и сукцессионные смены в пределах стационарных участков Барроу, где проводились все комплексные, в том числе физиологические, исследования по МБП. Автор подчеркивает, что практические соображения заставили сфокусировать основное внимание на ограниченном числе как растительных сообществ, так и жизненных форм и видов, поскольку слишком широкий охват всех компонентов препятствовал бы их глубокому изучению. Три четверти площади вокруг биологической станции Барроу занимает полигональный заболоченный массив с доминированием в растительном покрове *Carex aquatilis*[1] с небольшой примесью *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Dupontia fisheri*. Хорошо выраженный моховой покров слагается видами родов *Calliergon* и *Drepanocladus*. Лишайников очень мало как по числу видов, так и особенно по обилию. Приступая к изложению методики, Webber пишет: «Растительность может рассматриваться с точки зрения континуума или серии различных растительных сообществ. Континуум изучается с помощью градиентного анализа, а единицы растительности — посредством их классификации. И та и другая техника дают различную и полезную информацию о растительности, и в этой работе они были использованы обе, чтобы дополнить одна другую». И автор действительно применяет в своих исследованиях оба, еще не так давно, казалось бы, несовместимых метода, что придает этому разделу книги особый интерес. Полевой метод описания растительности состоял в закладке 43 постоянных площадок размером 1×10 м. По мнению автора, этот размер соответствует минимум-ареалу для большинства тундровых сообществ. В результате классификации эти описания были объединены в группы на основе сходства видового состава. Полученные единицы, как полагает автор, примерно соответствуют ассоциациям J. Braun-Blánquet (1932), но Webber предлагает для них другой термин — nodum (узловое сообщество). Каждый nodum получил название на основании его флористического состава, физиономических признаков структуры и характера местообитания. 43 пробные площадки были отнесены к восьми noda: dry Luzula confusa heath, dry Salix rotundifolia heath, mesic Carex — Poa meadow, moist Carex — Oncophorus meadow, wet Dupontia — Eriophorum meadow, wet Carex—Eriophorum meadow, shallow Arctophila pond, Cochlearia meadow and creek bed. Мы перечисляем их здесь, чтобы дать представление о том, какие классификационные единицы предложены автором и в каких конкретных условиях проводились все исследования на Барроу. Становится ясным, что выделенные Webber классификационные единицы не отличаются от типов тундр или ассоциаций, которыми пользуются наши отечественные тундроведы. В советской литературе такой неоднородный растительный покров из-за небольших площадей, занимаемых каждым типом, и их регулярного чередования в пределах полигонального массива называется комплексным, а каждый своеобразный тип (nodum, по Webber) — элементом комплекса. Для каждого из 8 выделенных nodum были определены как продуктивность, так и биомасса надземной и подземной частей сосудистых растений, а также мхов и лишайников, выявлены видовой состав и жизненные формы; установлена приуроченность видов к элементам микрорельефа. Для проведения градиентного анализа были использованы данные по 39 из 43 пробных площадок (4 сообщества были исключены из анализа из-за крайнего их несходства с остальными — это пионерная растительность по берегу ручья). Ординационные оси были скоррелированы с 16 факторами среды. Для трех из них была получена самая высокая степень корреляции: ось I — влажность почвы, ось II — содержание сероводорода, ось III — содержание растворимых фосфатов. Кроме этого, высокую степень корреляции с ординационными осями имели также показатели глубины снежного покрова, кислотности поверхностных горизонтов, механического состава, максимальной глубины сезонного оттаивания почвы, содержания органического вещества. В статье приводятся многочисленные диаграммы распределения различных видов, групп видов, жизненных форм, показателей биомассы и продуктивности в заданном ординационном пространстве. Эта часть статьи насыщена конкретными данными, чрезвычайно интересными для установления особенностей экологической приуроченности как отдельных видов, так и различных их групп (таксономических, морфологических и др.). Приведем некоторые выводы, сделанные автором на основании полученных им данных.

Важнейшим по силе воздействия признается микрорельеф, который контролирует дренаж и другие свойства субстрата, в результате чего каждый своеобразный элемент микрорельефа имеет специфическую растительность. По степени важности воздействия на расти-

[1] Все латинские названия приводятся так, как они даны в рецензируемой книге.

тельность факторы среды выстраиваются в следующий ряд: влажность почвы → аэрация почвы → содержание фосфатов → температура почвы. В условиях стационарных участков мыса Барроу такие факторы, как ветер, снежный покров, глубина сезонного оттаивания и нестабильность грунтов, признаны менее существенными в противоположность выводам, сделанным в других районах тундровой зоны. Но, как подчеркивает сам автор, не потому, что они в самом деле несущественны, а просто экологические условия на участках, где проводились исследования, были довольно однородными (напомним, что работы велись в пределах одного элемента ландшафта — на очень выровненной заболоченной морской низине). При обсуждении итогов анализа распределения видов, жизненных форм и растительных сообществ Webber высказывает некоторые общие суждения об особенностях состава и строения растительности тундровой зоны. Так, он отмечает, что широкая экологическая амплитуда многих видов, которые встречаются повсеместно и могут даже доминировать и содоминировать в различных условиях, по мнению многих тундроведов, вносит большие трудности в классификацию растительности. Предполагаемое и обычно признаваемое абсолютное преобладание влияния физических факторов на состав растительности было причиной того, что многие североамериканские исследователи, давая названия выделяемым типам растительных сообществ, опирались при классификации скорее на признаки среды, чем на состав растений. По мнению Webber, тундровая растительность — ничуть не более сложный объект для классификации, чем растительность умеренных районов северного полушария. Он также соглашается с L. Bliss (1963) в том, что степень неоднородности тундрового покрова несколько преувеличена из-за отсутствия древесного яруса. Автор рецензии разделяет обе высказанные точки зрения. По поводу последнего вопроса хочется еще добавить, что восприятие неоднородности тундрового покрова усиливается и иногда гипертрофируется благодаря регулярности чередования ее элементов. Тундра, по мнению Webber, не является уникальной и в отношении способности к доминированию небольшого числа видов, просто здесь это больше бросается в глаза из-за общей бедности флоры. Из 112 таксонов, отмеченных на исследованной территории, 6 таксонов покрывают 50% площади, 14—75, 20—85, 40—96%. Остающиеся 4% растительного покрова слагаются 72 видами. Интересно соотношение различных групп видов среди доминантов: из 10 основных доминантов — 7 видов мхов. На мхи приходится и 58.1% общего покрытия (на однодольные — 26.7, кустарники — 6.1, двудольные травы — 5.3 и лишайники — 3.8%). Приведенные данные указывают на характер структуры растительного покрова исследованного района и подчеркивают роль мхов в его сложении. К сожалению, очень часто при проведении геоботанических работ сложность идентификации мхов приводит к тому, что основное внимание отдается сосудистым растениям и при построении классификаций учитывается главным образом их состав, а таким важным компонентом, как моховой покров, просто пренебрегают, а между тем он играет важную роль в сложении растительного покрова тундровой зоны.

Оценивая запасы биомассы в исследованных сообществах, Webber отмечает, что мхи имеют не только наибольшее покрытие, но составляют 60.8% общей надземной биомассы (однодольные — 18.3%, кустарники — 5.0, двудольные травы — 1.4 и лишайники — 14.5%). Эти цифры рассчитаны на всю территорию с учетом площадей, занимаемых растительными сообществами, отнесенными к описанным выше 8 noda. В этой статье еще один большой раздел посвящен сукцессиям. Не имея возможности остановиться на нем подробно, отметим лишь вывод, следующий из этого раздела о том, что, по косвенным данным автора, для восстановления нарушенного растительного покрова необходимо около 20 лет.

Четвертая статья этого подраздела «Сезонная динамика надземной и подземной продуктивности сосудистых растений на мысе Барроу, Аляска» (с. 113—140) написана I. Dennis, L. Tieszen, M. Vetter. В ней приводятся данные о надземной и подземной биомассе, продуктивности, содержании калорий и индексах листовой поверхности. Статья насыщена цифровыми показателями, отражающими динамику процесса накопления и расхода органической массы основными доминантами исследованных сообществ. Показано, что запасы подземной биомассы в 7 раз превышают таковые надземных частей. Авторы объясняют данный феномен слабым разложением корней и постепенным накоплением органической массы в почве. Время круговорота веществ на глубине 20 см оценивается ими примерно в 20 лет. Общий запас надземной биомассы колеблется в пределах 90—100, а ежедневный прирост — 1.85—1.46 г/м². Количество энергии у трех исследованных доминантов оказалось примерно одинаковым: у *Carex aquatilis* — 4500, у *Eriophorum angustifolium* — 4536 и у *Dupontia fisheri* — 4397 кал/г сух. веса. При этом оно не менялось в течение всего вегетационного периода.

Второй подраздел, посвященный споровым растениям, открывается статьей известного американского бриолога W. Steere «Флористика, фитогеография и экология мхов аркти-

ской Аляски» (с. 141—167). По современным данным, бриофлора арктической части Аляски насчитывает 420 видов листостебельных мхов и 135 видов печеночников (всего 555). По мнению автора, эта цифра возрастет до 600, если бриологические исследования в этом регионе будут продолжены. Steere выделяет следующие биогеографические элементы в бриофлоре арктической Аляски: 1) бореальный и субарктический, 2) неморальный (с дизъюнкцией в таежной зоне), 3) циркумполярный арктический, 4) кальцефитный, 5) азиатский, 6) океанический. В предложенной классификации элементов налицо смешение разных подходов: с одной стороны, это в какой-то степени широтные группы (1, 2), с другой, — долготные (3, 5, 6), а кроме того, — чисто экологическая группа — по субстрату (4), что нельзя признать удачным. Автор чувствует это и выделяет, например, в группе кальцефильных видов арктические, степные и пустынные элементы. Но, несмотря на некоторую логическую невыдержанность системы, данный раздел статьи очень интересен благодаря комментариям автора и полезен, поскольку приводятся списки видов, относящихся к каждому из выделенных элементов. Далее в статье обсуждается влияние различных факторов среды (вода, pH, температура, свет) на жизнедеятельность и распределение мхов. Специальный раздел посвящен группировкам и сообществам, которые образуют мхи. Приведен список 20 устойчивых группировок мхов, приуроченных к различным экологическим условиям и субстратам.

В статье J. Rastorfer «Состав и фитомасса мохового покрова двух тундровых сообществ сырых местообитаний на мысе Барроу, Аляска» (с. 169—183) приводятся данные о составе мхов двух стационарных участков. Подчеркивается, что мхи должны рассматриваться как содоминанты растительного покрова наравне с сосудистыми растениями, отмечается некоторый «перевес» их как по составу видов, так и по запасам надземной биомассы.

В статье «Роль лишайников в структуре, продуктивности и минеральных циклах сырой прибрежной тундры Аляски» (с. 185—206), написанной M. Williams, E. Rudolf, E. Schofield, D. Prasher, охватывается широкий круг вопросов, связанных с ролью лишайников в тундровых экосистемах. Чтобы дать о них представление, перечислим лишь подзаголовки данной статьи: распределение лишайников по элементам нанорельефа, запасы биомассы, продуктивность, дыхание и фотосинтез, накопление минеральных веществ. Авторы заключают, что лишайники являются важным компонентом тундровых сообществ на мысе Барроу и при благоприятных условиях (не слишком влажных) могут давать до 30% биомассы. В лабораторных условиях было установлено, что у 9 видов с увеличением температуры от 1 до 15° интенсивность дыхания возрастает линейно, за исключением *Cetraria cucullata*, у которого пик интенсивности пришелся на 5°. У 6 из 9 изученных видов пик фотосинтетической активности был при $t=10°$ и ниже, что указывает на возможность высокой продуктивности при низких температурах. Многие виды лишайников накапливают заметное количество калия, магния и цинка и могут служить питательными «ловушками» этих элементов. Авторы дают количественную оценку различным сторонам жизнедеятельности лишайников и отмечают, что в исследуемом регионе лишайники все же играют заметно меньшую роль, чем другие группы растений, и не являются важным звеном в питательных цепях (вспомним, что исследования проводили в заболоченных биотопах, большинству из которых лишайники несвойственны).

В статье «Роль водорослей в тундровых почвах» (с. 207—227) R. Cameron, D. Knox, F. Morelli приводят данные о составе почвенных водорослей (59 таксонов, относящихся к 7 группам), о биомассе синезеленых и зеленых водорослей в различных биотопах (ее максимальные значения в очень влажной тундре — 0.117 и 0.061, минимальные из центра полигона — 0.015 и 0.017 г/м²), а также о продуктивности диатомовых (наибольшая продуктивность — 0.600 г/м²).

Последняя статья раздела I посвящена микоризе («Экто- и эндомикориза арктических растений на мысе Барроу, Аляска», с. 229—237) — O. Miller, G. Laursen.

Раздел II «Фотосинтез, дыхание и водный режим» (с. 239—388) включает 7 статей и поделен на 2 подраздела: IIa — «Обмен CO_2 в растениях и сообществах», IIб — «Фотосинтез и водный режим». Не будучи специалистом в области физиологии растений, автор рецензии воздерживается от комментариев этой части, но чтобы дать читателям «Ботанического журнала» представление об общем строе рецензируемой книги и характере комплексных исследований, выполненных на Барроу, перечислим статьи, вошедшие в этот раздел: «Фотосинтез у основных видов растений на мысе Барроу: итоги полевых и лабораторных исследований» (с. 241—268) — L. Tieszen; «Процесс первичной продуктивности у арктических видов мхов, Барроу, Аляска» (с. 269—298) — W. Oechel, B. Sveinbjörnsson; «Метеорологическая оценка обмена CO_2 в тундрах Аляски» (с. 299—322) — P. Coyne, J. Kelley; «Факторы, ограничивающие продуктивность тундровых сообществ: фотосинтетическая способность в связи с использованием солнечной радиации и водным стрессом в арктических и альпийских тундрах»

(с. 323—342) — M. Caldwell, D. Johnson, M. Fareed; «Некоторые аспекты водного режима в арктических и альпийских районах» (с. 343—358) — P. Miller, W. Stoner, J. Ehleringer; «Радиоизотопный метод измерения транспирации тундровой растительности, Барроу, Аляска» (с. 359—370) — J. Koranda, B. Clegg, M. Stuart; «Влияние покрова сосудистых растений на продуктивность четырех видов мхов» (с. 371—388) — W. Stoner, P. Miller, W. Oechel.

Уже только перечень статей показывает целенаправленность проведенных физиологических исследований на мысе Барроу: все они так или иначе связаны с изучением первичной продуктивности, что вполне естественно, так как они проводились в рамках МБП. Несомненно как положительный факт надо отметить, что в эти исследования были включены не только сосудистые растения, но и мхи — не менее, а, по заключению многих авторов данной книги, даже наиболее важные компоненты тундровых экосистем.

Раздел III называется «Зависимость роста от распределения и использования минеральных и органических элементов питания». В нем рассматриваются те аспекты функционирования растений, которые являются решающими для понимания процесса первичной продуктивности в тундре. К сожалению, до настоящего времени имеется очень немного сведений об этой стороне жизнедеятельности растений.

В статье M. Allessio, L. Tieszen «Транспорт и распределение C^{14}-фотоассимилятов в *Dupontia fisheri*» (с. 393—414) приводятся данные о способности тундровых растений осуществлять транспорт C^{14} при температуре 0° С: ранней весной, когда листья еще находятся в покое, а почва — в мерзлом состоянии, отмечается передвижение C^{14} к молодым корневым окончаниям. Наиболее интенсивный рост корней происходит в первую половину лета, но в конце вегетационного периода вновь могут развиться корни и запас питательных веществ, израсходованный в процессе накопления зеленой массы в надземной части, пополнится. Показано, что степень взаимозависимости между ростом побегов разных поколений высокая, а также, что вся система побегов у *Dupontia fisheri* должна рассматриваться как единая физиологическая единица.

W. Billings, K. Peterson, G. Shaver в статье «Рост, круговорот и интенсивность дыхания корней и побегов у тундровых злаколистных растений» (с. 415—434) подчеркивают необходимость лучшего понимания процессов подземного роста, его физиологии и экологии. Так, например показано, что корни трех доминантов (*Carex aquatilis*, *Eriophorum angustifolium*, *Dupontia fisheri*) демонстрируют хороший рост при низких температурах. Интересен вывод о том, что уменьшение длины дня — важный фактор для прекращения роста корней *E. angustifolium*, *D. fisheri*.

Автор статьи «Взаимосвязь между запасом органических элементов питания, азота почвы, почвенной температурой и ростом растений и способностью выживания в арктических условиях» (с. 435—456) B. McCown поставил задачей разграничить воздействие низких температур и низкого содержания азота на жизнедеятельность растений. Он показал, что запас углеводов может оставаться достаточно высоким на протяжении всего вегетационного периода, но снижается, как только уменьшается доступность азота. Экспериментальные данные, полученные автором, подтверждают высказываемое и ранее предположение о том, что рост тундровых растений ограничивается почвенными условиями, в частности объединенным эффектом низких почвенных температур и низким содержанием азота.

Арктические экосистемы часто описываются как холодные и бедные питательными веществами, но природа и степень последнего явления пока недостаточно ясны. Четыре статьи рассматриваемой части книги и посвящены обсуждению этого феномена: «Ограничение роста тундровых растений недостатком элементов питания» (с. 457—482) — A. Ulrich, P. Gersper; «Потребление фосфора и использование других элементов питания тундровой растительностью на мысе Барроу» (с. 483—508) — F. Chapin; «Влияние фосфора и азота на содержание углеводов и элементов питания у *Dupontia fisheri* и *Arctagrostis latifolia*» (с. 509—538) — J. McKendrick, V. Ott, G. Mitchell; «Фиксация азота в арктических и альпийских тундрах» (с. 539—558) — W. Stoner, P. Miller, L. Tieszen. Авторы первой из упомянутых статей на основании анализа содержания количества элементов питания в тканях растений и в почве пришли к выводу, что тундру можно назвать «питательной пустыней». Самым дефицитным оказались азот и фосфор.

Мнение авторов таково: ни температура, ни освещенность, ни влага, а только недостаток питательных веществ ограничивает рост тундровых растений и является причиной их низкой продуктивности. Косвенным доказательством этого являются «зеленые оазисы» с мощно развитым покровом сосудистых растений в местах «столовых» хищных птиц. Опыты с внесением удобрений (третья статья) подтверждают это.

Здесь хочется лишь напомнить о том, что низкое содержание питательных веществ в свою

очередь — следствие низких температур, при которых жизнедеятельность всех организмов, в том числе и микроорганизмов, участвующих в разложении органических веществ, подавлена. «Зеленые оазисы» образуются и на южных, хорошо прогреваемых склонах без добавки питательных веществ.

В последней из перечисленных статей подчеркивается важное значение для повышения в тундровых экосистемах запаса питательных веществ вообще, и азота в частности, фиксации последнего из воздуха в результате деятельности лишайников и синезеленых водорослей (род *Nostoc*).

Заключительные статьи этого раздела посвящены различным моделям функционирования тундровых растений: «Модель роста и распределение фосфора у *Dupontia fisheri* в прибрежной заболоченной тундре» (с. 559—576) — W. Stoner, P. Miller, L. Tieszen; «Модель распределения углеводов, азота, фосфора и роста и их значение для продуктивности тундровых растений» (с. 577—598) — P. Miller, W. Stoner, L. Tieszen, M. Allessio, B. McCown, F. Chapin, G. Shaver; «Имитационная модель популяционных процессов у тундровых злаковидных растений» (с. 599—620) — B. Lawrence, M. Lewis, P. Miller.

В конце книги ее редактор L. Tieszen суммирует некоторые результаты. Он рассматривает влияние биотических (флористическое богатство, состав жизненных форм) и абиотических (температура, радиация и фотопериодизм, питательные вещества, вода, продолжительность вегетационного периода) факторов на временные и пространственные различия в первичной продуктивности тундровых экосистем. Он еще раз подчеркивает, что главными факторами, ограничивающими первичную продуктивность, являются те, которые тем или иным способом ответственны за усвоение углерода: ведущие из них — длина вегетационного периода и доступность питательных веществ почвы. В заключительной фразе Tieszen пишет, что только глубоко осознав все особенности тундровых экосистем — их высокую чувствительность к малейшим изменениям термического режима, крайнюю ограниченность поступления питательных веществ из почвы, низкую способность к генеративному размножению и тем самым к воспроизводству популяций в случае нарушения тундрового покрова, человек сможет эффективно планировать свою деятельность на обширных пространствах тундровых территорий.

В «Приложении» приводятся списки сосудистых растений, листостебельных мхов и печеночников, лишайников, собранных за время работ по МБП в трех пунктах на Аляске — на мысе Барроу, в окрестностях залива Прудо и Игл Саммит. Список сосудистых растений насчитывает 343, печеночников — 57, листостебельных мхов — 232, лишайников — 177 таксонов.

Рецензируемая книга — итог многолетних исследований большого коллектива специалистов, усилия которых были сконцентрированы не только в одном месте, но и на решении единой проблемы, а именно на факторах, влияющих на первичную продуктивность, и на процессах, ее определяющих. Участие специалистов разного профиля позволило осуществить системный подход к решению этой проблемы. Эта книга отражает результаты только ботанических исследований, но вместе с ботаниками на станции МБП на мысе Барроу работали также зоологи, микробиологи, почвоведы. Частично их данные публиковались ранее, и поэтому, еще не имея синтеза микробиологических и зоологических работ, можно утверждать, что впервые для тундровой зоны было проведено изучение экосистем, а не отдельных их компонентов. Собранные в одной книге результаты ботанических исследований тундровых экосистем арктической Аляски несомненно являются ценным вкладом в познание природы тундры в целом. Большой объем рецензируемой книги (686 с.) не позволяет с достаточной подробностью осветить все затрагиваемые в ней вопросы. Задача настоящей рецензии — привлечь внимание читателей и особенно специалистов-тундроведов к этой очень интересной и чрезвычайно полезной книге, содержащей массу новых, часто уникальных данных, богато проиллюстрированной графиками, фотографиями, массой таблиц, с большим списком цитированной литературы. Отрадно видеть, что авторы книги довольно активно использовали работы советских специалистов-тундроведов, но показательно, что это в основном работы с итогами исследований по программе МБП в советском секторе Арктики, более известные американским исследователям в результате активного содружества во время проведения программы в рамках Тундрового Биома.

Н. В. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 I 1981.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.542.1+582.736 : 581.55

R. A. Turkington, P. B. Cavers, L. W. Aarssen. Neighbour relationships in grass-legume communities. I. Interspecific contacts in four grassland communities near London. Ontario. Can. J. Bot., 1977, 55, № 21, p. 2701—2711. — **L. W. Aarssen, R. A. Turkington, P. B. Cavers.** Neighbour relationships in grass-legume communities. II. Temporal stability and community evolution. Can. J. Bot., 1979, 57, № 23, p. 2695—2703. — **R. A. Turkington, P. B. Cavers.** Neighbour relationships in grass-legume communities. III. Development of pattern and association in artificial communities. Can. J. Bot., 1979, 57, № 23, p. 2704—2710. — **R. A. Turkington.** Neighbour relationships in grass-legume communities. IV. Fine-scale biotic differentiation. Can. J. Bot., 1979, 57, № 23, p. 2711—2716. (**Р. А. Теркингтон, П. Б. Каверс, Л. В. Арсен.** Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. I. Межвидовые контакты в четырех злаковниках близ Лондона. Онтарио, 1977. — **Л. В. Арсен, Р. А. Теркингтон, П. Б. Каверс.** Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. II. Временная стабильность и эволюция сообществ. 1979. — **Р. А. Теркингтон, П. Б. Каверс.** Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. III. Развитие мозаики и ассоциированность в искусственных сообществах. 1979. — **Р. А. Теркингтон.** Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. IV. Шкала детальной биотической дифференциации. 1979)

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

Ответы на вопросы, почему виды ассоциированы в одном сообществе и как они взаимораспределены в пространстве, представляют огромный научный интерес. Если применительно к естественной растительности эти ответы позволяют понять сокровенную суть растительного покрова и, таким образом, являются ключевыми для общей теории фитоценологии, то для агрофитоценологии — это основа создания оптимальных сочетаний видов, которые моделируют природные комбинации. Заметим, что в советской литературе, несмотря на реалистическую оценку роли биохимического взаимовлияния видов (аллелопатии), которую дает Т. А. Работнов (1978), очень сильно выражен «аллелопатический крен», когда ведущими факторами успешного сообитания видов признаются не сходство отношения к местообитанию, дифференциация ниш и конкуренция, а аллелохимические агенты, выделяемые живыми и мертвыми частями растений. В этом плане весьма полезными для советских читателей будут результаты исследований ученика Дж. Харпера Р. Теркингтона и его сотрудников, где ювелирная методика исследования позволила объяснить многие ведущие факторы ассоциирования популяций без обращения к аллелопатическим эффектам (крайне сложно доказуемым в естественных условиях без использования чашек Петри, стеклянных колпаков и т. д., которые резко завышают концентрацию аллелохимических агентов и изолируют растения от микроорганизмов и абиотических факторов). Несмотря на разные объекты и различия состава авторского коллектива, цикл отличается целостностью за счет положенной в основу исследования единой идеи.

Первая статья открывается общетеоретическим экскурсом, где со ссылкой на J. Harper (1964) [1] авторы говорят о важности изучения взаимных отношений видов, определяющих, по их мнению, как присутствие видов в сообществе, так и их количественное соотношение, хотя эти взаимоотношения переплетаются с микровариациями химии почв, климата и других факторов местообитания, а также с морфологией видов. Рисунок доминирования видов в пространстве не совпадает с рисунком распределения эдафических факторов.

Сразу же отметим, что все сказанное, свидетельствующее о некой «гиперфитоценотичности» взглядов авторов, преимущественно относится к искусственным сообществам. В естественной растительности состав сообществ в большей мере зависит от условий местообитаний и степени дифференциации ниш, чем от характера взаимодействий, которые сплошь и рядом могут быть неспецифическими и формировать некий общий фитоценотический фон ассимиляции условий среды.

Первая статья посвящена «статическому» анализу отношений видов злаков и бобовых в четырех травосмесях возраста 10, 12, 17 и 30 лет. Три первые травосмеси используются как пастбища, четвертая — как сенокос с 2—4-разовым сенокошением. Достаточный возраст

[1] Работы, цитируемые авторами статьи, в библиографию к рецензии не включены.

сообществ обогатил их видовой состав за счет внедрившихся видов и в то же время вызвал выпадение некоторых сеяных компонентов. Так, в первом сообществе было высеяно 3 вида (*Phleum pratense*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*), а в момент исследования состав доминантов включал уже 5 компонентов (*Bromus inermis*, *Poa compressa*, *Medicago sativa*, *Trifolium repens*, *Taraxacum officinale*). Аналогично во втором сообществе состав доминантов изменился от 4 видов (*Bromus inermis*, *Phleum pratense*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*) до 5 (*Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Poa compressa*, *Trifolium pratense*, *T. repens*), в третьем — от 2 (*Phleum pratense*, *Lotus corniculatus*) — до 5 (*Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Poa compressa*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense*). Лишь в последнем сообществе состав доминантов изменился от 7 видов (*Medicago sativa*, *Trifolium repens*, *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca* sp. sp., *Phleum pratense*, *Lolium perenne*) до 5 (*Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Poa compressa*, *Medicago lupulina*), так как отсутствовал фактор выпаса, поощрявший внедрение пастбищестойких видов.

Для изучения состава сообщества и характера отношений популяций была использована методика Yarranton (1966), получившая в нашей литературе критическую оценку (Василевич, 1969). На каждом поле учитывалось по 20 регулярно расположенных однометровых площадок, внутри которых также регулярно размещалось 50 точечных учетов (уколов). Таким образом, для каждого поля авторы располагали 1000 учетов, которые характеризовали горизонтальную структуру сообществ. Если одна игла касалась двух видов, то этот случай обозначался как «соседство»; если имелось растение, не затронутое иглой, но прикасающееся к другому растению, которого коснулась игла, случай определялся как «контактные учеты»; все прочие случаи рассматривались как неконтактность. Для обработки данных использовался альтернативный корреляционный анализ — рассчитывались критерий хи-квадрат с поправкой Уатта и коэффициент Хильберта, являющийся модификацией популярного у советских фитоценологов коэффициента Коула. Для вегетативно-подвижных видов единицей учета было не растение, а побег. Вокруг корней каждого вида злаков и бобовых брали по 15 образцов почвы для анализа. Анализировали содержание фосфора, магния, кальция, pH. Данные по четырем полям рассматривали как одну выборку с 4 тыс. учетов, что повышало статистическую достоверность полученных выводов, которые строго документированы таблицами, включая и таблицу частот совместной встречи видов, что позволяет желающему переобработать материал с использованием иного математического аппарата.

Полученные выводы поразительно четкие: бобовые и злаки ассоциированы друг с другом внутри групп отрицательно, но у каждого бобового есть по крайней мере один «фаворит» из злаков, сопряженный с ним положительно, причем основным «ассоциатором» является клевер ползучий, с которым положительно ассоциированы *Poa annua*, *P. compressa*, *Agropyron repens*, *Bromus inermis*, *Festuca* sp. sp., а также *Plantago major*, *Cerastium vulgatum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Taraxacum officinale*. Отрицательно сопряжены с этим видом *Medicago lupulina* и *Dactylis glomerata*. По максимуму отрицательных связей отличаются *Bromus inermis* (с *Phleum pratensis*, *Agropyron repens*, *Dactylis glomerata*, *Lotus corniculatus*) и *Taraxacum officinale* (с *Trifolium pratense*, *Medicago lupulina*, *Festuca* sp. sp., *Cirsium arvense*, *Daucus carota*). *Lotus corniculatus* и *Medicago lupulina* показали тенденцию ассоциироваться с сорными видами, внедрившимися в травостой. Максимальным количеством «неконтактов» отличаются *Dactylis glomerata* и *Poa compressa*. Использование данных о почвах позволило авторам объяснить причину установленных корреляций (которые всегда, кстати, являются не более чем констатацией фактов и лишь нацеливают на поиск их причин). Оказалось, что все виды со сходным отношением к эдафической среде отрицательно сопряжены друг с другом, т. е. выделенные плеяды отражают закономерности конкуренции за эдафические факторы. Таким образом, возникшая неслучайность распределения видов в сообществе является фактором повышения его стабильности.

Учеты для написания первого сообщения были проведены в один срок (май—июнь 1976 г.) и у авторов возник резонный вопрос: устойчивы ли выявленные связи или они отражают распределение видов в момент наблюдения? По той же методике учеты были повторены еще 2 раза — осенью 1977 г. и весной (июнь) 1978 г. Использовался тот же статистический аппарат и были обнаружены три группы связей: устойчивые во время всех трех учетов, сезонные (повторение аналогичных связей весной 1977 и 1978 гг.) и временные, т. е. те, которые не были стабильными, но повторялись двумя весенними учетами. Три выделенные группы связей интерпретируются как следствие стабильности, направленного отбора видов в сообществе при смене одной фазы сукцессии другой и как отражение разрушения сообщества при смене его следующей сукцессионной фазой. Наибольшее число стабильных связей было выявлено опять-таки у *Trifolium repens*, что авторы связали с его генетической гетерогенностью, устойчиво-

стью к выпасу и особым положением во вторичной пастбищной сукцессии, которая ведет изученные сообщества к субклимаксу. Следует заметить, что деление видов на группы, возможно, и не вполне обосновано, так как авторы не приводят статистического обоснования достоверности различий установленных связей. Учитывая точечную природу порога между достоверными и недостоверными значениями, можно полагать, что в некоторых случаях это «переваливание» порога может быть и чисто случайным и потому видовые ассоциированности, указанные как сезонные, могут оказаться временными или даже стабильными. Однако общий вывод, что наиболее устойчивый экологически и перспективный для сукцессии вид имеет и максимальное количество положительных и отрицательных устойчивых связей, весьма реалистичен и интересен. Укажем число установленных связей.

В 1976 г. положительных связей было 20, отрицательных — 5, в 1977 аналогично — 13 и 3, а в 1978 — 11 и 4. Устойчивых за все три года связей было 10, сезонных — 6, временных — 7 (установленных при первом и втором сроках наблюдений) и 16 (при втором и третьем сроках).

Третье сообщение базировалось на ином материале. В том же районе в условиях более влажных и более сухих почв в мае 1976 г. были созданы четыре типа сообществ, представлявших симметричные пары в разных экологических условиях: в каждом случае было создано чисто бобовое сообщество из пяти видов (*Medicago lupulina*, *M. sativa*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium pratense*. *T. repens*) и злаково-бобовое сообщество из тех же видов бобовых с включением *Bromus inermis* и *Dactylis glomerata*. Эксперимент продолжался до конца августа 1977 г., и за это время было проведено восемь учетов тем же методом точечных квадратов, который позволил установить покрытие видов и характер взаимных отношений бобовых в бобовых и злаково-бобовых сообществах. Несмотря на некоторые различия поведения видов в двух вариантах местообитания, выявилась достаточно четкая картина, показавшая, что присутствие злаков, не уменьшая покрытия бобовых, делает отношения последних менее антагонистическими за счет уменьшения числа побегов в образуемых бобовыми растениями дернинках, из-за чего их распределение становилось более равномерным, а соответственно и менее обостренным был характер взаимных отношений. Появлялись даже невысокие положительные сопряженности в противоположность только отрицательным сопряженностям в бобовом сообществе.

Наконец, последнее сообщение, которым завершается эта серия, посвящено описанию тонкого эксперимента, имевшего задачу выявить «коэволюционные» (правильнее было бы сказать косукцессионные) отношения злаков и бобовых.

Из восемнадцати разных сообществ, 9 из которых представляли парные травосмеси трех видов злаков — *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata* и *Phleum pratensis* — с *Medicago sativa* (при возрасте 1, 3 и 10 лет) и 3—10-летние посевы тех же злаков с двумя высеянными бобовыми (*Trifolium repens* и *Medicago sativa*) и одним внедрившимся видом — *M. lupulina*, были взяты латки с бобовыми и пересажены в молодые одновидовые сообщества трех видов злаков в момент, когда высеянные злаки достигли высоты 10 см. Спустя год высаженные экземпляры были изъяты из сообществ, высушены и взвешены. Полученные результаты полностью подтвердили выводы, которые авторы делали в трех первых статьях цикла: бобовые растения были лучше развиты в тех случаях, когда новое сообщество включало тот злак-доминант, с которым растения «воспитывались» до пересадки. Так, например, вес одного растения *Trifolium repens* менялся от 0.71 г, когда растение пересаживалось из сообщества с *Bromus inermis* в аналогичное ценотическое окружение, до 0.08, когда «воспитанные» в условиях сообитания с костром растения попадали в окружение *Dactylis glomerata*. В случае разновозрастных смесей *Medicago sativa* со злаками наибольший эффект возврата бобового к прежнему партнеру отмечался при их извлечении из сообществ 1—3 летнего возраста, как сукцессионно более близких к новому сообществу, чем при переносе из посевов люцерны 10-летнего возраста, где «микроэволюционные» процессы привели растения уже в иное состояние, не соответствующее фитоценотической ситуации в молодых травосмесях.

Рецензируемая серия статей, как представляется рецензенту, является интересной и по постановке вопроса, и по методам и результатам, и по характеру интерпретации полученных данных.

Целесообразность злаково-бобовых травосмесей в результате исследований канадских ученых получила еще один аргумент — фитоценологический. Бобовые чувствуют себя в смеси со злаками лучше, чем в их отсутствии, а стало быть их популяции в этом случае стабильнее, что является важнейшим параметром при оценке доминантов сеяного луга.

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л е в и ч В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Р а б о т н о в Т. А. (1978). Фитоценология. М., Изд. МГУ.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 24 X 1980.

УДК 019.941 : 02.01 : 582.542.1+582.736 : 581.55

R. Turkington, J. L. Harper. The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. Journal of Ecology, 1979, 67, p. 201—218. — **R. Turkington, J. L. Harper.** The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. II. Inter- and intra-specific contact. Journal of Ecology, 1979, 67, p. 219—230. — **R. Turkington, M. A. Cahn, A. Vardy, J. L. Harper.** The growth, distribution and neighbour relationships of *Trtfolium repens* in a permanent pasture. III. The establishment and growth of *Trifolium repens* in natural and perturbed sites. Journal of Ecology, 1979, 67, p. 231—243. — **R. Turkington, J. L. Harper.** The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation. Journal of Ecology, 1979, 67, p. 245—254. (**Р. Теркингтон, Дж. Л. Харпер.** Рост, распределение и отношения соседства *Trifolium repens* на длительно используемом пастбище. I. Ординация, мозаика и контакты. 1979. — **Р. Теркингтон, Дж. Л. Харпер.** Рост, распределение и отношения соседства *Trifolium repens* на длительно используемом пастбище. II. Меж- и внутривидовые контакты. 1979. — **Р. Теркингтон, М. А. Кан, А. Варди, Дж. Л. Харпер.** Рост, распределение и отношения соседства *Trifolium repens* на длительно используемом пастбище. III. Приживаемость и рост *Trifolium repens* в естественных и нарушенных местообитаниях. 1979. — **Р. Теркингтон, Дж. Л. Харпер.** Рост, распределение и отношения соседства *Trifolium repens* на длительно используемом пастбище. IV. Тонкая биотическая дифференциация. 1979)

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

Из всех разделов теории современной фитоценологии вопрос об особенностях горизонтальной структуры является едва ли не самым сложным и запутанным. Наблюдаемые закономерности распределения отдельных видов, или их взаимораспределения, отражают результат взаимодействия сразу нескольких факторов, разделить эффекты которых бывает порою невозможно. Усложнение математических методов без должного развития теории, позволяющей давать результатам обработки убедительные биологические интерпретации, мало чем поможет познанию явления.

Концепция континуума, ныне ставшая основой методологии современной фитоценологии, исходит из представлений о неспецифичности влияния специфически распределенных по градиентам ниш и местообитаний видов. Абсолютизируя это положение, можно представить себе фитоценотический режим конкуренции и взаимосредообразования как некий «аморфный фон», плотность которого в разных сообществах различна. И тем не менее это не так, и неспецифичность взаимовлияний видов относительна, иллюстрацией чего служит и рецензируемый цикл статей, посвященный ценологии клевера ползучего в условиях долговременно используемого пастбища.

Цикл содержит четыре статьи, отражающие четыре этапа исследования, причем сама по себе совокупность поставленных задач и последовательность использованных методов являет пример некоего идеала познания природы. Авторы идут от однократных наблюдений в природе (т. е. экстенсивных исследований) в статике к аналогичным многократным наблюдениям в динамике и затем к сложным экспериментам, выполняемым с ювелирной тщательностью и дающим в конечном итоге те же выводы, что и наблюдения в природе. Таким обра-

зом, одновременно с верификацией условий эксперимента производится и проверка гипотез, выдвинутых на стадии наблюдения, решение одной задачи ведет к формулированию другой.

Первую из статей цикла авторы начинают «Введением», в котором показывают роль *Trifolium repens* (далее — клевер) в азотном режиме злаковников Англии, где этот вид широко распространен благодаря устойчивости к выпасу. Формулируются вопросы, на которые должно дать ответы исследование:

1) зависит ли распределение клевера и других ассоциированных с ним видов от вариации почвенных условий?

2) не является ли его распределение результатом влияния доминантов — злаков, которые ведут к пространственному исключению бобового. Либо, наоборот, ассоциируются с ним?

3) нет ли внутри популяции клевера генетической дифференциации, что позволяет разным видам злаков избирать для ассоциирования партнеров из различных рас?

Для детального изучения ценологии клевера был выбран однородный на глаз участок злаковника (величиной всего в 1 га) на ферме колледжа университета Северный Уэльс. Исследованный участок бессменно используется как пастбище более 50 лет. Он отличается достаточно сложным флористическим составом и включает почти пятьдесят видов цветковых; наиболее массовыми являются (в порядке убывания): из злаков — *Lolium perenne*, *Holcus lanatus*, *Agrostis tenuis*, *Cynosurus cristatus*, *Poa trivialis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca* sp. sp., *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*, *Agrostis stolonifera*, *Poa annua*; из двудольных — *Trifolium repens*, *Cirsium arvense*, *Cerastium holosteoides*, *Leontodon autumnalis*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus repens*, *Matricaria matricarioides*, *Ranunculus acris*, *Stellaria media*, *Rumex acetosa*, *Ranunculus bulbosus*.

В основу методики учетов при наблюдениях за травостоем пастбищ авторы положили метод точечных квадратов (Yarranton, 1966).[1] Площадочные методы для целей изучения интимных закономерностей горизонтальной структуры на субфитоценотическом уровне рассматриваются как слабые и «антропоцентрические». Методы точечных квадратов, которые позволяют устанавливать реальное соотношение контактирующих и неконтактирующих в надземной части растений, напротив, по их мнению, являются настолько естественными, что получаемая с их помощью информация рассматривается как «точка зрения самого растения» (plant's eye view).

В пределах участка было заложено 75 квадратов 2×0.5 м и в каждом из них — по 100 точечных квадратов (уколов). Таким образом, сумма уколов составила 7.5 тыс. Изучалась также мозаика эдафических факторов. Травостой достаточно сомкнутый и сумма покрытий видов, установленных методом уколов, составила 260%.

Статистический аппарат, использованный на двух первых этапах исследования, включал:

1) построение схем распределения покрытия видов по площади участка с использованием изоном, которыми соединялись площадки одного класса покрытия; такие графики приведены для десяти наиболее массовых видов;

2) анализ распределения видов методом блоков, хорошо известным советскому читателю по монографии В. И. Василевича (1969);

3) ординацию методом обратного усреднения (Hill, 1973) в вариантах Q и R (т. е. для 75 площадок и для встреченных на них видов);

4) расчет сопряженной встречаемости видов по четырехпольной таблице с использованием критерия χ^2 и коэффициента линейной корреляции.

Результаты первого этапа исследований показали, что эдафические факторы вносят сравнительно малый вклад в вариацию растительности. Лишь слабая положительная связь с плодородием почвы (органический азот, кальций, магний, нитратный азот) установлена для ежи сборной. Распределение клевера, напротив, оказалось слабо скоррелированным с этим градиентом. Значительно большее влияние оказывал на распределение видов и их ассоциированность краевой эффект, связанный с затенением, создаваемым деревьями и изгородью в краевой части изученного участка. Это заставило авторов пересчитывать корреляции с учетом только центральных площадок, на которые не влияли эти факторы. Основным фактором дифференциации растительности в этой части площадки авторы считают фитоценотические эффекты.

Изменение величины дисперсии при возрастании размера блоков было отмечено только у *Lolium perenne* (далее — райграс) и *Holcus lanatus* (далее — бухарник), а устойчивая положительная связь, которая сохраняется при увеличении размера площадки, — лишь в паре

---

[1] Работы, цитированные авторами статей, в библиографию к рецензии не включены.

райграс—клевер, причем все остальные виды оказались сопряженными с этой парой отрицательно.

Для объяснения возникающей картины сопряженностей приводится гипотетическая схема циклической динамики горизонтальной структуры сообщества в связи с азотофиксирующей способностью клевера. Цикл включает шесть фаз:

1) микрогруппировка (этот термин авторы не используют и говорят просто о сообитании) клевер—райграс. Причиной взаимотерпимости видов является дифференциация ниш вследствие различий жизненной формы (дерновина и рыхлый куст с надземными стелющимися побегами) и сезонной ритмики. Райграс имеет два пика максимального роста листьев (весна—начало лета и конец лета—осень), а клевер — один — в середине лета;

2) усиление райграса и угасание клевера вследствие повышения в почве содержания азота и потому большей конкурентной способности злака;

3) внедрение нитрофильных видов — лисохвоста и ежи — и вытеснение ими райграса;

4) снижение содержания азота вследствие потребления его лисохвостом и ежой и замена нитрофилов олиготрофными видами — *Anthoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis* (далее — полевица);

5) новое внедрение клевера в медленно растущие дерновинки злаков-олиготрофов;

6) дополнение клевера райграсом и формирование их микрогруппировки.

Вторая статья посвящена изучению сезонной динамики внутривидовых и межвидовых контактов в сообществе. Учеты регулярно (через месяц) проводились в период с июля 1973 по ноябрь 1974 г., однако полученный результат содержит меньше информации и многие выводы можно было предположить a priori: внутривидовые контакты чаще случаются у злаков, чем у клевера (что связывается с формой роста), и число межвидовых контактов меняется в годичном цикле вследствие различий сезонных ритмов развития растений. Однако у пары райграс—клевер сопряженность, рассчитываемая по числу контактов, сохраняется наиболее стабильной, т. е. фитоценотический момент оказывается настолько сильным, что проявляется в любое время учетов. Статья завершается обсуждением вопроса о роли различий феноритмов и жизненных форм растений в создании системы биотических отношений внутри сообщества на основе дифференциации ниш.

Третья и четвертая части цикла содержат результаты экспериментальных исследований. Вначале авторы изучали рост и приживаемость растений в условиях естественного сообщества, причем было показано, что при достаточно высокой семенной продуктивности клевера (218 шт. на 1 м², по данным учета семян, уже опавших и сохраненных в почве) количество всходов ничтожно. Затем в условиях теплицы сравнивалась агрессивность разных клонов клевера из одного сообщества. Удалось доказать зафиксированную генетически фитоценотическую неоднородность изученной популяции. Эта гетерогенность повышает полноту использования ресурсов, и потому смесь клонов дает более высокую продукцию фитомассы, чем каждый из клонов в чистом виде.

Представители разных клонов (укорененные в теплице отрезки стеблей) высаживались микрогруппировки с доминированием разных злаков — бухарника, полевицы, райграса и гребенника (*Cynosurus cristatus*) — в ненарушенный травостой и развивались по-разному. По «гостеприимности» доминанты-злаки формировали ряд увеличения веса «растения-гостя» бухарник—полевица—райграс—гребенник) и выживаемости (райграс—бухарник—полевица—гребенник). При применении гербицидов условия нарушенного травостоя увеличивали приживаемость в 65 раз. Завершая третью часть статьи, авторы пишут о «фундаментальной нише» (т. е. гиперсфере в экологическом гиперпространстве, которая может быть занята популяцией при отсутствии конкуренции) клевера, которая в реальных сообществах в значительной степени занята злаками. Этот вывод, собственно говоря, также не несет в себе особой новизны, так как представления о синэкологическом и аутэкологическом оптимумах видов общеприняты и вошли в учебники фитоценологии (Работнов, 1978).

Выявив существование генетически различных типов внутри популяции клевера, авторы в заключающей цикл части сделали попытку идентифицировать их с некими фитоценотическими типами, которые сформировались в ходе микроэволюции вследствие сопряженного отбора со злаками-доминантами.

Взяв части растений клевера из сообитаний с четырьмя названными видами злаков-доминантов и назвав эти типы соответственно их именами, авторы затем, после укоренения растений в теплице, высаживали их вновь в условия естественного сообщества при доминировании разных видов и в условия искусственных сообществ с монодоминированием тех же четырех видов злаков. Результат, полученный в обоих экспериментах, практически совпал: типы клевера «узнавали» злаковые виды-сообитатели и лучше развивались в сообитании

с ними (этот эффект назван эффектом главной диагонали). Оценка агрессивности злаков-доминантов по отношению к клеверу в обоих экспериментах дала ряд: бухарник—райграс—гребенник—полевица, а ряд типов клевера открывался «полевицевым» и завершался «райграсовым» в условиях высадки в дернину естественного луга (с промежуточными звеньями «бухарниковым» и «гребенниковым») и был похож на таковой в условиях искусственных посевов («полевицевый»—«гребенниковый» — «райграсовый»—«бухарниковый»), хотя полного соответствия рядов зафиксировано не было, так как различия агрессивности доминантов-злаков, естественно, больше, чем различия коэволюировавших с ними типов клевера.

Рецензируемый цикл статей, как и недавно опубликованная серия статей Теркингтона с соавторами на страницах «Канадского ботанического журнала» (об отношениях соседства в злаково-бобовых травосмесях, см. Миркин, 1982), имеет принципиальное значение для фитоценологии. Статьи дополняют современные представления о сеткообразной (т. е. с разными трендами для разных видов) эволюции сообществ картиной взаимодействия видов в периоды, когда тренды эволюции видов оказываются сближенными, т. е. когда виды параллельно эволюционируют в одном и том же сообществе. Именно в это время, видимо, и имеют место процессы микроэволюции. Обращает на себя внимание биологическая убедительность трактовки Теркингтоном модусов микроэволюции, т. е. средств, которыми достигается прилаживание видов друг к другу. Авторы ни одним словом ни в одной из статей не обмолвились о роли аллелопатии, которую нередко считают панацеей в объяснении взаимоотношений видов в естественных сообществах и травосмесях. Коэволюция, по Теркингтону, — это процесс дифференциации ниш, ведущий к уменьшению степени их перекрытия, что достигается взаимоотбором рас из генетически гетерогенных популяций.

Однако возникает другой вопрос: насколько закономерности микроэволюции, выявленные при взаимоотношениях злаков и бобовых, представляющих в некотором роде «комплементарные» семейства, могут быть распространены на эволюцию растительности вообще? Азотфиксация бобовых и нитрофильность злаков открывают широкие возможности разного рода кооперирований, и нами (Миркин и др., 1967) также были описаны аналогичные явления мозаичности на остепненном лугу, связанные с отношениями клевера горного и злаков (*Poa angustifolia*, *Festuca sulcata*, *Koeleria delavignei*). Есть основание полагать, что в остальных случаях такого рода микроэволюция дает несравненно более слабые результаты. Подтвердить или отвергнуть это предположение можно только продолжением экспериментов в разных сообществах и между разными видами.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Миркин Б. М. (1982). (*Рец.*) *Р. А. Теркингтон*, *П. Б. Каверс*, *Л. В. Арсен.* Взаимоотношения соседства в злаково-бобовых сообществах. Бот. ж., 67, 3. — Миркин Б. М., Денисова А. В., Попова Т. В. (1967). Закономерности узора распределения *Trifolium montanum* L. в некоторых луговых и степных фитоценозах. Бот. ж., 52, 1. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М., МГУ.

Б. М. Миркин.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 1 XII 1980.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.543 (47)

Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы южной части европейской территории СССР. Отв. ред. В. А. Тавровский. — Л. : Наука, 1980, 112 с. Ц. 1 р. 50 к. Т. 1500

V. V. SENTEMOV. (*A REVIEW*). NATURE CALENDAR OF THE SOUTHERN PART OF THE EUROPAEAN TERRITORY OF THE USSR. 1980

Фенологический сектор Всесоюзного географического общества СССР с 1965 г. осуществляет издание справочных материалов по сезонному развитию природы СССР. Очередным выпуском является рецензируемый сборник. В нем представлено 75 календарей природы, составленных по материалам корреспондентов-фенологов фенологической сети ВГО СССР, гидрометеорологических станций, различных научных учреждений.

Административно они охватывают Молдавию (2 пункта), Украину (39 пунктов), южные районы РСФСР: Центрально-Черноземный (5 пунктов), Северо-Кавказский (9 пунктов), Поволжский (20 пунктов).

Следует отметить, что до последнего времени Фенологический сектор ВГО СССР располагал довольно ограниченными сведениями о сезонной ритмике природы на данных территориях, но благодаря работе сотрудников сектора была организована обширная сеть корреспондентов, вследствие чего рассматриваемую территорию в настоящее время можно перевести в категорию сравнительно хорошо освещенных в фенологическом отношении.

Большинство публикуемых календарей (56 из 75) построено на погодичных данных наблюдений продолжительностью 10—15 лет. Они характеризуют ход сезонного развития природы в 60—70-х годах текущего столетия. Наиболее длительные ряды фенологических наблюдений имеют календари для пос. Шапошниково (Оренбургская обл.) и Астраханского заповедника — 23 года, пос. Михайловка (Северо-Осетинская АССР) — 21 год, с. Гривятки (Украинская ССР) — 18 лет. По одному из включенных в настоящий выпуск фенопункту (окрестности г. Херсона) дается уже третья публикация (наблюдения ведутся с 1924 по 1972 г.). Точность всех календарей достаточна для установления основных феногеографических закономерностей и характера погодичных изменений фенодат.

В календарях природы около 40—50% сезонных явлений составляют фенофазы местных ландшафтообразующих видов деревьев и кустарников, около 20—25% — травянистых растений, около 25—30% — зоофенологические наблюдения и около 5% — метеорологические и гидрологические наблюдения. Большинство включенных в календари природы сезонных явлений в скрытой форме несет информацию о сроках наступления большой серии других сезонных явлений, происходящих в близкие с ними сроки. Это обусловливает их значение как фенологических индикаторов наступления различных сезонов года, развития дикорастущих и сельскохозяйственных растений, проведения различных работ в лесном, сельском и охотничьем хозяйствах. Главное же их назначение — дать информацию о последовательном ходе сезонного развития природы конкретных территорий в среднем многолетнем выражении и по годам.

В сборник включены также статья С. В. Щеголевой «Некоторые пространственно-временные закономерности сезонного развития природы в степных и лесостепных областях европейской территории СССР», схематическая карта размещения пунктов наблюдений и список пунктов наблюдений с указанием длительности рядов наблюдений.

В статье С. В. Щеголевой дается подробная характеристика естественных сезонов и субсезонов года на рассматриваемой территории, приводятся их термические и фенологические границы, продвижение по территории южной части Русской равнины; указываются важнейшие фенологические индикаторы наступления и окончания сезонов и субсезонов, их длительность, даты наступления явлений — индикаторов различных субсезонов весны, лета и осени, годовой ход температуры воздуха, атмосферных осадков и т. д. Автор отмечает, что наиболее полно в календарях природы представлены материалы наблюдений за 1961—1972 гг. и что 1961 и 1966 гг. отличались аномально ранним развитием природы в весенне-летний период, а 1964 и 1965 гг. — аномально поздним развитием. С. В. Щеголева приводит развернутую характеристику аномальных лет и указывает на то, что обширные летние засухи 1972 и 1973 гг. не отразились на сроках наступления весенне-летних феноявлений.

Следует отметить, что в сборнике приводится разнородный материал, некоторые календари включают в себя лишь 10—20 явлений из жизни природы, в то же время понятно стремление составителей сборника более полно охарактеризовать рассматриваемую территорию в фенологическом отношении.

Хотелось бы пожелать Феносектору ВГО СССР, чтобы в последующих сборниках по сезонной ритмике природы различных регионов страны были бы более полно охарактеризованы все фенологические фазы развития важнейших ландшафтообразующих видов древесных, кустарниковых и травянистых растений, больше уделено внимания фенологии сельскохозяйственных растений.

В заключение хочется отметить, что первое издание календарей природы южной части европейской территории СССР послужит хорошим стимулом к дальнейшему фенологическому изучению этого региона, увеличению числа добровольных корреспондентов-фенологов, накоплению нового материала, что будет способствовать повышению роли фенологии в различных сферах народного хозяйства указанных районов.

В. В. Сентемов.

Ижевский сельскохозяйственный институт.

Получено 7 V 1980.

ХРОНИКА

УДК 006.3:582.26

VI МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО СОВРЕМЕННЫМ И ИСКОПАЕМЫМ ДИАТОМОВЫМ ВОДОРОСЛЯМ (ВНР, Будапешт, 1—6 IX 1980)

I. V. MAKAROVA. THE VIth INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON THE LIVING AND FOSSIL DIATOMS (HPR, BUDAPEST, SEPTEMBER 1—6, 1980)

VI Международный симпозиум по современным и ископаемым диатомеям, состоявшийся в Будапеште 1—6 IX 1980, был организован международным комитетом, включающим 7 специалистов из 5 стран: M. Hajos (председатель, ВНР), L. Vörös (ВНР), G. W. Andrews и G. A. Fryxell (США), R. W. Crawford (Англия), F. Gasse (Франция), Н. И. Караева (СССР), вызвал интерес у многих ученых разных стран. На нем присутствовало более 100 альгологов-диатомологов из 27 стран. Большинство ученых были из европейских государств (Англия, Бельгия, ГДР, Дания, Нидерланды, Норвегия, НРБ, ПНР, СССР, Финляндия, Франция, ФРГ, ЧССР, Швеция и др.); значительное число участников приехали из Австралии, Аргентины, Канады, Новой Зеландии, США и Японии.

Советская делегация была представлена девятью специалистами: Г. И. Семина, Г. Х. Казарина (Институт океанологии АН СССР, Москва), Э. П. Радионова и Т. А. Орешкина (Институт геологии АН СССР, Москва), Г. К. Хурсевич и Л. П. Логинова (Институт геохимии и геофизики АН БССР, Минск), Э. И. Лосева (Институт геологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар), А. П. Ольштынская (Институт геологических наук АН УССР, Киев), И. В. Макарова (Ботанический институт им. В. Л. Комарова, Ленинград).

На симпозиуме обсуждался широкий круг теоретических и отчасти практических вопросов. Программа симпозиума была рассчитана на 4 дня заседаний, 1 день экскурсий и 1 день работы с микроскопом. Были проведены предусмотренные программой две экскурсии — на оз. Балатон и на разрез отложений диатомитов из среднего миоцена. Рабочий язык симпозиума — английский.

В план заседаний были включены 83 доклада, из которых 11 не были заслушаны из-за отсутствия докладчиков. Доклады, сделанные на заседаниях, были сгруппированы по секциям и темам, посвященным определенным проблемам: «Динамика кремнезема», «Экология и физиология», «Морфология и таксономия диатомей» (2 заседания), «Биостратиграфия диатомей» (3 заседания), «Палеоэкология—экология». Наибольшее число докладов было заслушано на секциях «Биостратиграфия диатомей» (31 доклад) и «Морфология и таксономия диатомей» (23), что свидетельствует о повышенном интересе и большом размахе работ, проводимых в этих направлениях.

Отдельное заседание было посвящено роду *Stephanodiscus* с двумя программными докладами «Морфология некоторых ископаемых видов *Stephanodiscus* из Эфиопии. Проблемы их таксономии» и «Stephanodiscus Ehrenberg, 1846, ревизия видов, описанных Эренбергом». Оживленная дискуссия развернулась в отношении пяти видов — *S. astraea* (Ehr.) Grun., *S. dubius* (Fricke) Hust., *S. hantzschii* Grun., *S. kanitzii* и S. *matrensis* Pant. Обсуждались вопросы таксономии и морфологии этих видов, данные о структуре панциря которых получены при помощи изучения их в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах.

Анализ всех докладов показал, что изучение диатомовых водорослей в настоящее время проводится в нескольких направлениях: 1) морфология панциря с широким применением электронной микроскопии; 2) таксономия и систематика диатомей на основе детального исследования структуры панциря; 3) флористические исследования, в особенности ископаемых

диатомей различного геологического возраста, с целью расчленения осадков, в том числе и глубоководных осадков Мирового океана; 4) экология и палеоэкология этой группы водорослей, обитающих в современных и древних водоемах.

Для автора данной статьи как систематика особенно интересными были доклады и заседания, посвященные морфологии и таксономии диатомовых водорослей.

Доклад **F. E. Round, P. A. Sims** (Англия) был посвящен филогенетическим связям диатомовых водорослей и эволюции местообитаний. Предмет обсуждения составили предполагаемые филогенетические взаимоотношения между морскими или пресноводными диатомеями и эволюцией окружающей их среды.

В докладе **Г. И. Семиной** и **К. В. Беклемишева** (СССР) были изложены взгляды на проморфологической подход к строению клетки диатомовых водорослей. Они считают, что при изучении симметрии удобно применять проморфологический критерий, т. е. изучать основные планы строения индивидуумов, их плоскости, оси и центры симметрии. Тип симметрии зависит от формы створки, характера расположения ареол, а также от числа и расположения органоидов. Установлено, что идентичные типы симметрии могут быть у очень различных клеток. В случаях примитивной структуры, например, выросты присутствуют в большом и непостоянном числе с беспорядочным расположением, поэтому они не характеризуют какого-либо типа симметрии створки, кроме того, который уже имеется, но уменьшают ее завершенность. Убывание числа органоидов ведет за собой постепенное увеличение правильности их расположения и уменьшение порядка симметрии. Так, например, уменьшение числа двугубых выростов до 1—2 приводит у центрических диатомей к двусторонней симметрии.

Из доклада **E. J. Cox, R. Ross** (Англия) о штрихах у пеннатных диатомей следует, что штрих состоит из пороидных или локулярных ареол, обычно прикрытых только рикой, хотя велум также имеет место у некоторых видов. Штрихи представляют собой углубления на поверхности створки, поэтому междуштриховые участки не должны считаться ребрами, вдающимися внутрь панциря. Ребра свойственны родам *Diatoma*, *Epithemia*, *Rhopalodia*, некоторым представителям сем. *Nitzschiaceae* и отсутствуют в сем. *Naviculaceae*. Авторы считают, что штрихи, ареолы и ребра имеют полифилетическое происхождение.

H. Lange-Bertalot (ФРГ) доложил о результатах исследования очень малых по размерам, но экологически важных пресноводных диатомей, вызывающих трудности при их определении, а следовательно, и таксономические проблемы. Используя световой и электронный микроскопы, а также типовой материал, автор провел таксономическую идентификацию следующих видов рода *Navicula*: *N. adnata* Hust., *N. agrestis* Hust., *N. buderi* Hust., *N. exilissima* Grun., *N. falaisensis* Grun., *N. frugalis* Hust., *N. gallica* Grun., *N. minuscula* Grun., *N. monoculata* Hust., *N. perpusilla* Grun. и др. Автором сделано заключение, что для тесно связанных видов *N. contenta*, *N. perpusilla*, *N. gallica*, образующих лентовидные колонии, как у *Fragilaria/Synedra*, этот критерий не может быть использован для выявления отличительных особенностей в противоположность существовавшему мнению. Это обусловливается тем, что шипы, служащие для прикрепления смежных клеток с образованием лентовидных колоний, то имеются, то отсутствуют даже в пределах одного вида. Далее автор предполагает, что различные виды рода *Synedra* в прямом смысле слова не могут быть отделены от своих дублетов в роде *Fragilaria*, а потому эти таксоны нуждаются в объединении.

Cox (Англия) предложила для более быстрой идентификации видов использовать в качестве признака содержимое живой клетки — цитоплазму. Хотя состав цитоплазмы не обнаруживает различий у отдельных видов диатомей, но имеются различия в форме хлоропластов, их числе и положении внутри живой клетки у навикулоидных. Была установлена зависимость между особенностями живых клеток и структурой очищенных панцирей, поэтому в таксономических целях полезно принимать во внимание особенности живой клетки у обсуждаемой группы водорослей.

M. B. Florin (Швеция) в результате сравнительного морфологического исследования осуществила таксономические преобразования некоторых таксонов рода *Melosira*. Она привела доказательства в пользу самостоятельности *Melosira lirata* (Ehr.) Kütz. в качестве видового таксона, а не разновидности и, основываясь на предложении R. Simonsen (1979), перевела его в род *Aulacosira*.

Доклад **R. M. Crawford** (Англия) был посвящен взаимосвязи створок с поясковым ободком у некоторых диатомей с толстым панцирем. На примере рода *Melosira*, изученного в электронном микроскопе, Crawford обнаружил разностворчатость, которую объяснил результатом деления клетки. Докладчик продемонстрировал, что один из двух поясковых ободков утрачивается вскоре после того, как образуется поясок гипотеки. Он подчеркнул, что умень-

шение величины створок в популяции было предсказано еще О. Мюллером около 100 лет назад на основе данных световой микроскопии.

Э. И. Лосева (СССР) рассказала о результатах изучения ультраструктуры ископаемых видов рода *Cyclotella* Kütz., доминирующих в диатомовом комплексе позднего миоцена отложений р. Камы. Она указала, что наиболее типичным видом является *C. omarensis* (Kütz.) Loss. et Makar., переведенный из рода *Stephanodiscus* Ehr. в род *Cyclotella* на основании изучения его в сканирующем электронном микроскопе. Кроме того, были обсуждены другие виды рода: *C. comta* (Ehr.) Kütz., *C. notata* Loss., *C. perforata* Herib., представляющие интерес в морфологическом и таксономическом отношениях.

Интересным был доклад **G. A. Fryxell, F. G. Hubbard, T. A. Villareal** (США), посвященный изучению поясткового ободка у видов рода *Thalassiosira* Cl. Данные авторов свидетельствуют о различиях в структурах створкового ободка и вставочных ободков, которые обычно специфичны для каждого вида, в то время как соединительные ободки остаются бесструктурными. Створковый ободок как элемент пояска обладает выраженной структурой и в основном указывает на различия между таксонами.

G. R. Hasle (Норвегия), **H. A. von Stosch** (ФРГ), **E. E. Syvertsen** (Норвегия) предлагают выделить новое семейство диатомовых водорослей — *Cymatosiraceae*, в которое включают *Bellerochea polymorpha* Hargraves et Guillard, *Plagiogramma brockmannii*, *P. vanheurckii*, *Cymatosira lorenziana*, *C. belgica* и *Campylosira cymbelliformis*. Изучение этих видов в сканирующем электронном микроскопе показало, что они принадлежат к одной группе, объединенной в вышеназванное семейство, в то время как тип рода *Plagiogramma* — *P. staurophorum* — не относится к этому семейству.

T. B. B. Paddock, P. A. Sims (Англия) провели некоторые наблюдения над каналошовными диатомеями. Известно, что ряд родов, в особенности *Amphiprora*, имеет шовную систему, несущую рельефный киль, скрепленный фибулами. Непродолжительное исследование выявило различные типы киля, а также вариации и модификации фибул в его пределах.

Г. И. Семина (СССР) остановилась на морфологии и распространении нового представителя рода *Denticulopsis*, найденного в районе субтропической круговой циркуляции Атлантического океана. С помощью сканирующего электронного микроскопа была установлена его новая форма, названная *D. seminae* f. *tropica*, которая очень сходна с бореальным тихоокеанским видом *D. seminae*. Это первая находка данного рода в тропической зоне и первая находка в Атлантике.

Много интересных докладов было сделано на заседании, посвященном биостратиграфии диатомовых водорослей.

Доклад **L. H. Burcle, D. B. Clarke** и **S. L. Bromble** (США) явился обзорным. Он был посвящен некоторым техническим приемам для разработки наилучшего решения биостратиграфической схемы, основанной на изучении диатомовых водорослей. При наличии такого решения станет возможным приняться за конкретные океанографические или палеоклиматические проблемы. Обсуждались карты-диаграммы, изображающие палеопродуктивность диатомей от раннего миоцена до современности. Сделан ряд интересных выводов.

Интересные доклады представили советские специалисты.

Г. Х. Казарина доложила о диатомовых водорослях отложений верхнего миоцен-плиоцена впадины Крозе. Она выявила интересный состав водорослей, включающих тропические и чисто антарктические виды. Значительная часть водорослей — это не известные в литературе виды из родов *Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Cosmiodiscus*. Смешанный видовой состав позволил использовать для стратиграфической классификации две схемы диатомовой зональности: тропическую и высокоширотную, и сопоставить стратиграфические единицы того же самого возраста с обеими схемами.

А. П. Ольштынская рассказала о диатомовых водорослях миоцена юга Украины. В свете обсуждаемой в настоящее время проблемы о границе миоцен-плиоцена она изучила диатомеи из отложений сарматского и мэотического возрастов. Образцы диатомей из разных местонахождений сходны по составу, но отличаются оценками обилия некоторых видов. Обнаружено сходство состава водорослей из образцов изученных возрастов с таковыми из других местонахождений, исследованных другими учеными.

В докладе **Э. И. Лосевой** приведены общие ископаемые диатомеи из Восточно-европейской равнины (бассейн р. Камы) и Центрального массива. Оказалось, что комплекс диатомей из омарского горизонта верхнего плиоцена бассейна р. Камы обнаруживает большое сходство с данными J. Heribaud и A. Ehrlich по третичным отложениям Центрального массива. Общими были виды, считавшиеся до сих пор эндемиками вышеназванных отложений.

Находки автора позволяют значительно расширить пределы распространения этих видов в позднем плиоцене.

Доклад **Г. К. Хурсевич** был посвящен диатомовой флоре пресноводных неогеновых отложений на территории Белоруссии. Она провела подробный анализ этой флоры и сравнила ее с флорами аналогичного возраста из других областей СССР и зарубежных стран, что дало основание говорить об использовании диатомей в стратиграфических целях и о корреляции континентальных неогеновых отложений.

Созвучным с этим докладом был доклад **Л.П. Логиновой**, в котором изложены данные о лихвинской флоре средней части Восточно-Европейской равнины. Обнаруженная богатая флора позволила выделить два комплекса — пресноводный и пресноводно-морской — и 5 периодов в развитии пресноводных диатомей, которые характеризуют палеогеографические условия изученного периода. Полученные данные имеют большое значение для палеогеографии и стратиграфии отложений.

Автор данной статьи представила стендовый доклад о принципах систематики рода *Thalassiosira* CL. и значении таксономических признаков, выявляемых методом электронной микроскопии.

Были заслушаны и другие доклады, содержащие интересные данные проблемного характера и результаты конкретных оригинальных исследований. Однако наряду с чрезвычайно интересными докладами, касающимися современных проблем систематики диатомей и их использования в решении ряда вопросов в сопредельных областях науки, были и доклады мало информативные, затрагивающие несущественные вопросы, другие носили сугубо дискуссионный характер. Большинство докладов сопровождалось хорошими иллюстрациями в виде таблиц, микрофотографий, графиков и слайдов.

Выступления докладчиков и беседы с коллегами во время перерывов и после заседаний показали, что до сих пор еще не отработана окончательно терминология по морфологической структуре панциря. Несмотря на то что уже дважды работала международная рабочая группа по составлению общей терминологии, результаты которой опубликованы в «Beihefte z. Nova Hedwigia» (1975, 1979), потребность в уточнении многих терминов увеличивается в связи с внедрением в альгологические исследования электронных микроскопов. Кроме того, использование в таксономии и филогении диатомовых водорослей новых данных о деталях структуры панциря, полученных при помощи электронного микроскопа, позволяет в настоящее время приступить к усовершенствованию классификации этой группы водорослей.

Заканчивая краткий обзор программы заседаний, следует отметить ее перегруженность докладами, что практически не оставляло времени для научных дискуссий по прослушанным докладам, а также по интересующим всех научным вопросам.

Экскурсия, состоявшаяся 3 сентября, преследовала цель познакомить диатомологов с богатыми отложениями пресноводных и морских диатомитов в районе Szurdokpüspöki. После окончания заседаний, 6 сентября, было организовано посещение Ботанического отдела Музея естественной истории, где мы имели возможность познакомиться с коллекциями диатомовых водорослей собранных Pantocsek, с ботаническим гербарием Музея, насчитывающим 1.5 миллиона гербарных листов, и библиотекой.

Прошедший симпозиум следует оценить как яркое событие в жизни диатомологов. Его можно также рассматривать как дальнейшее расширение и укрепление связей между учеными разных стран. Личное знакомство позволяет быстро получить обстоятельную информацию, обменяться опытом, а также способствует сотрудничеству в области изучения наиболее трудных таксонов и флористических исследований Мирового океана. Работа симпозиума проходила в исключительно дружеской и деловой обстановке, чему немало способствовала хорошая подготовка и организация, проведенная Оргкомитетом.

Следующий симпозиум состоится в этом году в г. Филадельфия (США).

И. В. Макарова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 IV 1981.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. Б. Наместникова* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 9.12.81. Подписано к печати 4.03.82. М-26350. Формат бумаги 70×108[1]/[16].
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9+4 вкл. (1/2 печ. л.)=
=13.3 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 13.74. Уч.-изд. л. 16.53. Тираж 2319. Тип. зак. 990.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

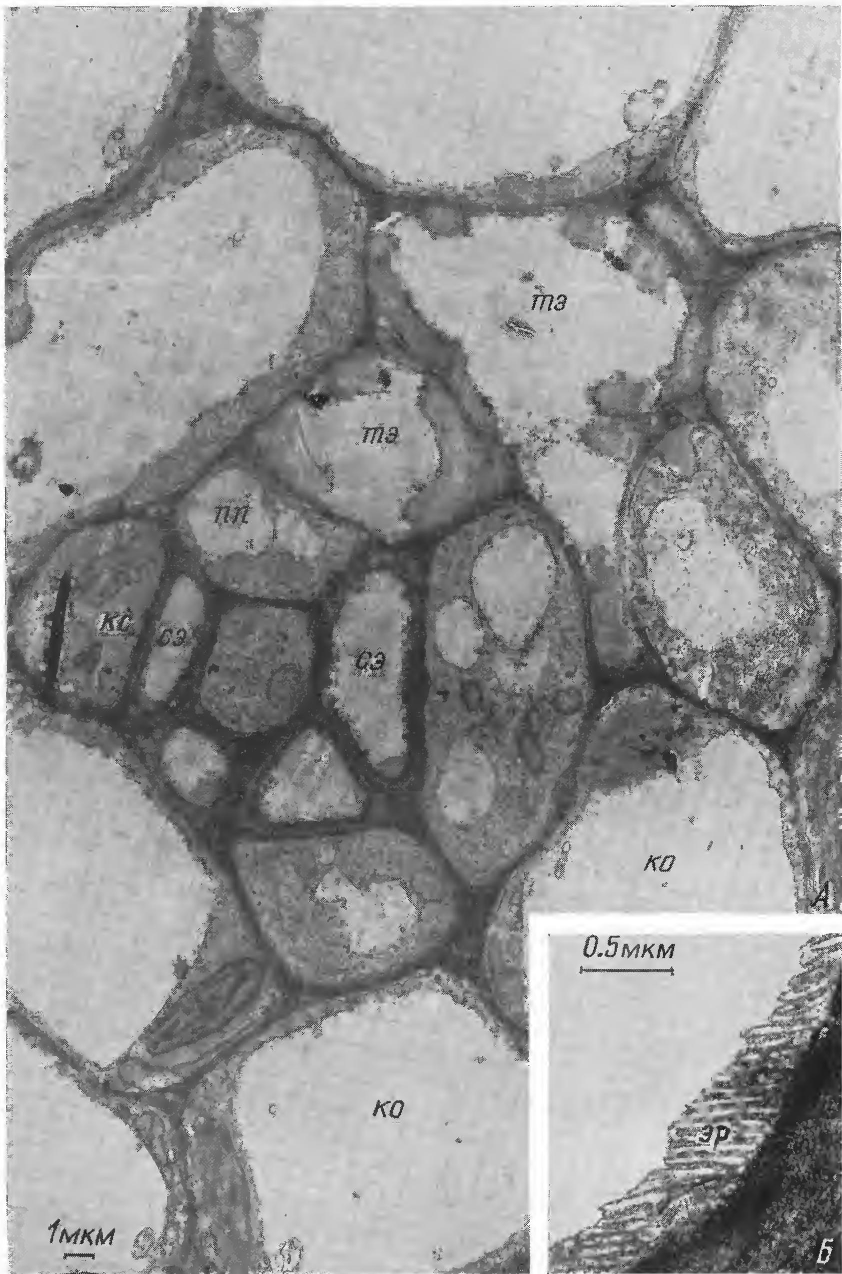


Рис. 2. Мелкая жилка *Populus trichocarpa* (электронный микроскоп).

А — общий вид, *Б* — фрагмент ситовидного элемента с постенным агранулярным эндоплазматическим ретикулумом. *ко* — клетка обкладки, *кс* — клетка-спутник, *пп* — пучковая паренхима, *сэ* — ситовидный элемент, *тэ* — трахеальный элемент, *эр* — эндоплазматический ретикулум.

К с. 280

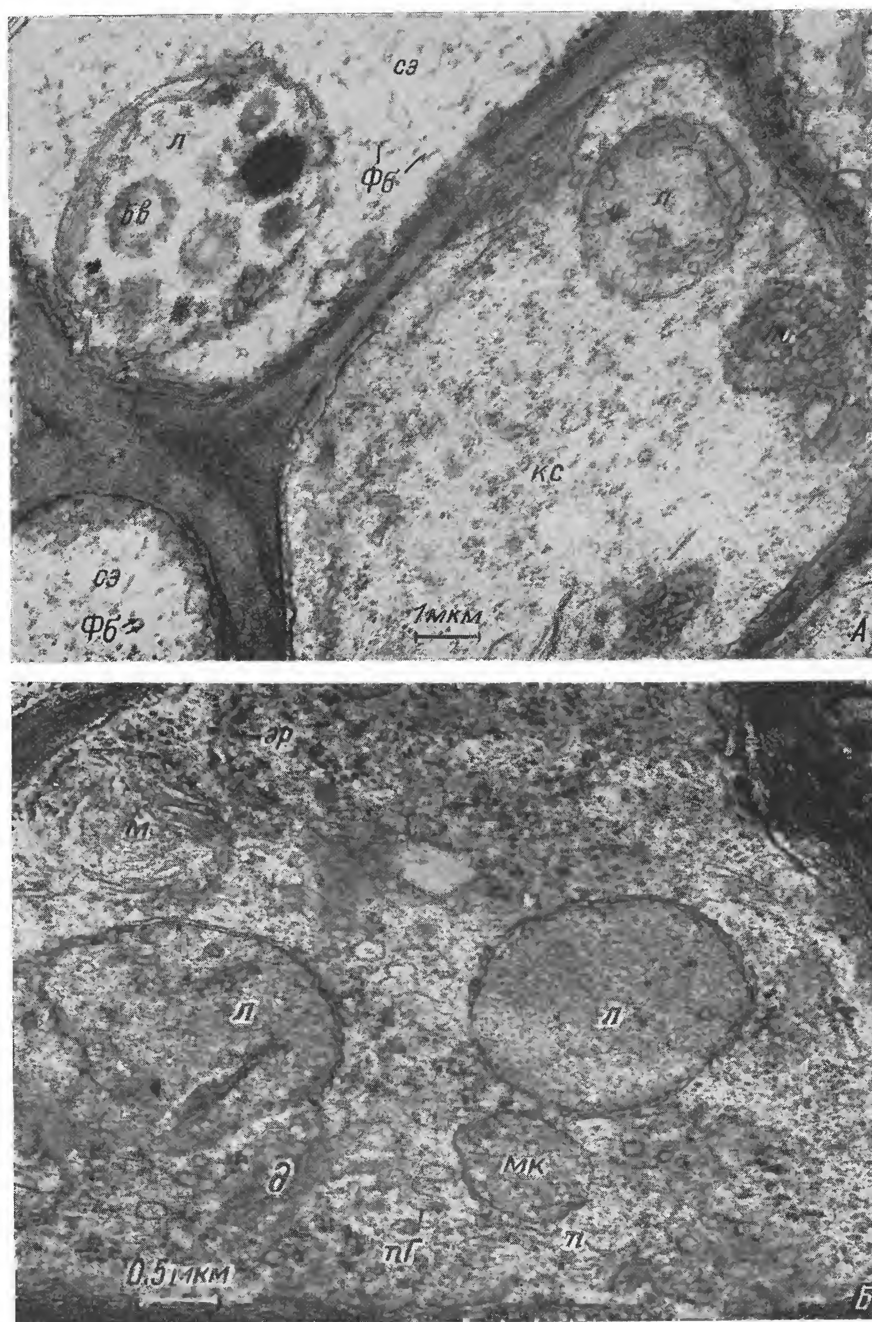


Рис. 3. Фрагмент мелкой жилки *Populus trichocarpa*.

А — клетка-спутник и ситовидные элементы с фибриллярным (*одинарные стрелки*) и трубчатым (*двойные стрелки*) Ф-белком, *Б* — органеллы клетки-спутника. *л* — лейкопласт, *бв* — белковое включение, *Фб* — Ф-белок, *м* — митохондрия, *д* — диктиосома, *ло* — ломасома, *мк* — микротельце, *пГ* — пузырек Гольджи, *п* — плазмалемма; остальные обозначения те же, что на рис. 2.

К с. 280

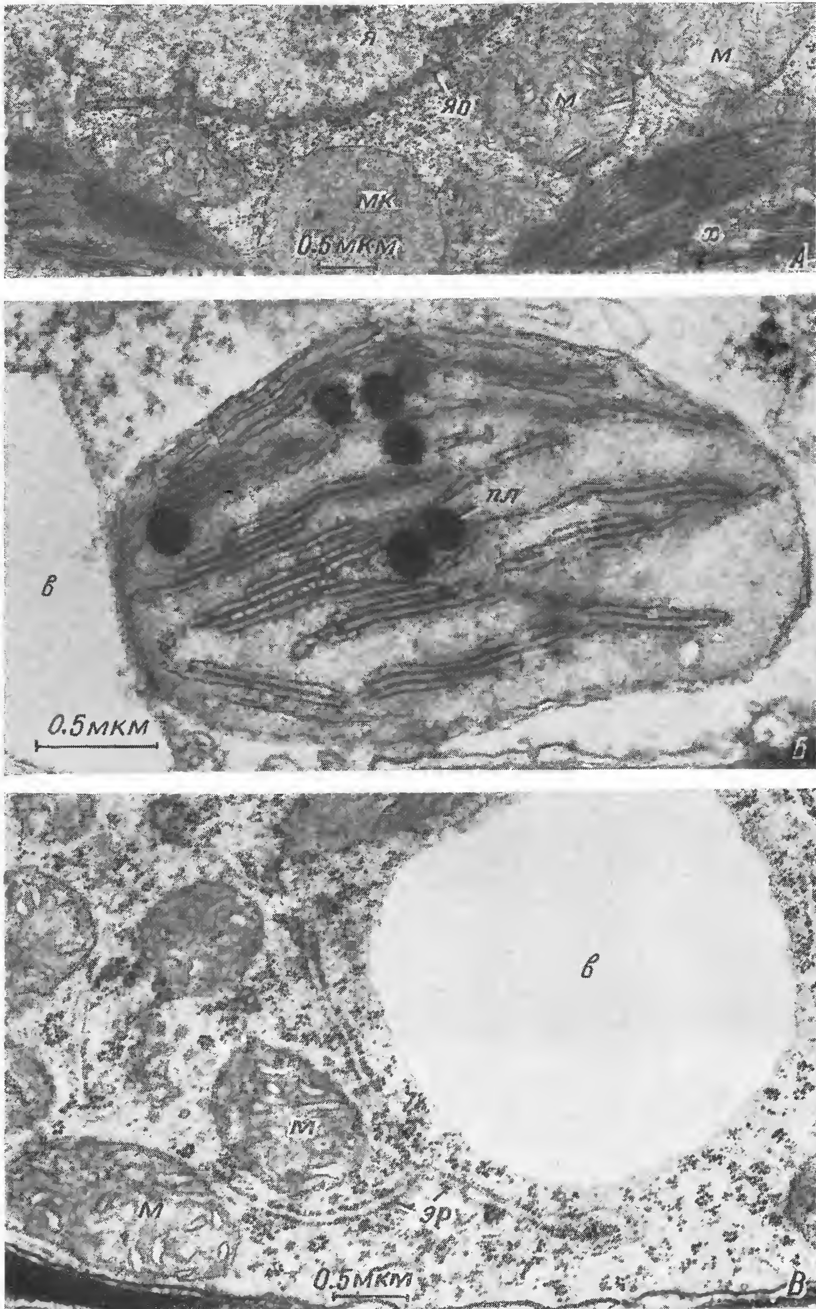


Рис. 4. Фрагменты клеток листа *Populus trichocarpa*.

А — митохондрии, микротельце и другие органеллы в клетке палисадного мезофилла; *Б* — хлоропласт клетки пучковой паренхимы; *В* — митохондрии и эндоплазматический ретикулум в клетке-спутнике. *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка, *х* — хлоропласт, *в* — вакуоль, *пл* — пластоглобула; остальные обозначения те же, что на рис. 2 и 3.

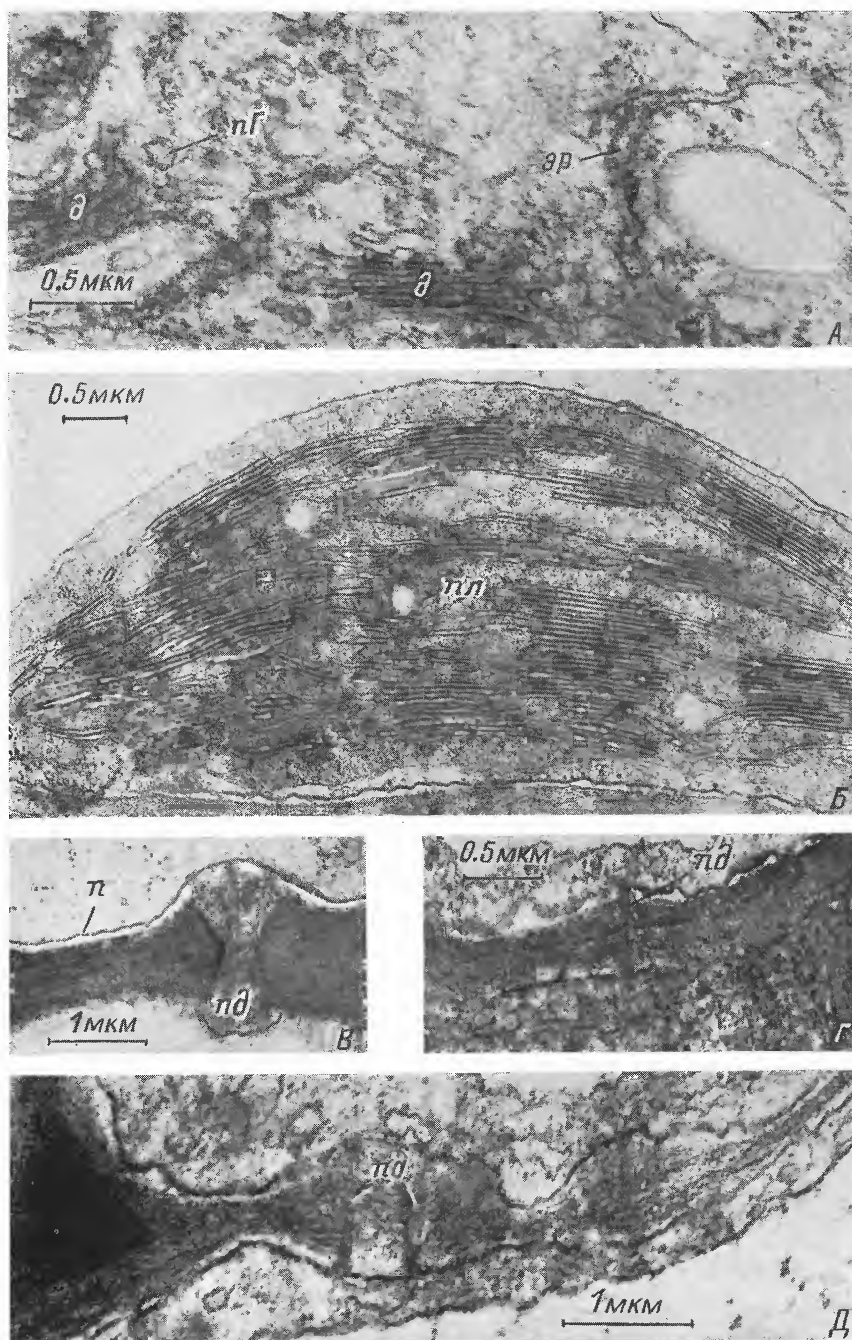


Рис. 5. Фрагменты клеток листа *Populus trichocarpa*.

А — диктиосомы в клетке-спутнике мелкой жилки, *Б* — хлоропласт клетки губчатого мезофилла, *В* — фрагмент клеточной оболочки между клеткой-спутником и ситовидным элементом, *Г* — плазмодесмы между клетками губчатого мезофилла, *Д* — плазмодесменное поле между клеткой обкладки и клеткой пучковой паренхимы. *пд* — плазмодесма; остальные обозначения те же, что на рис. 2—4.

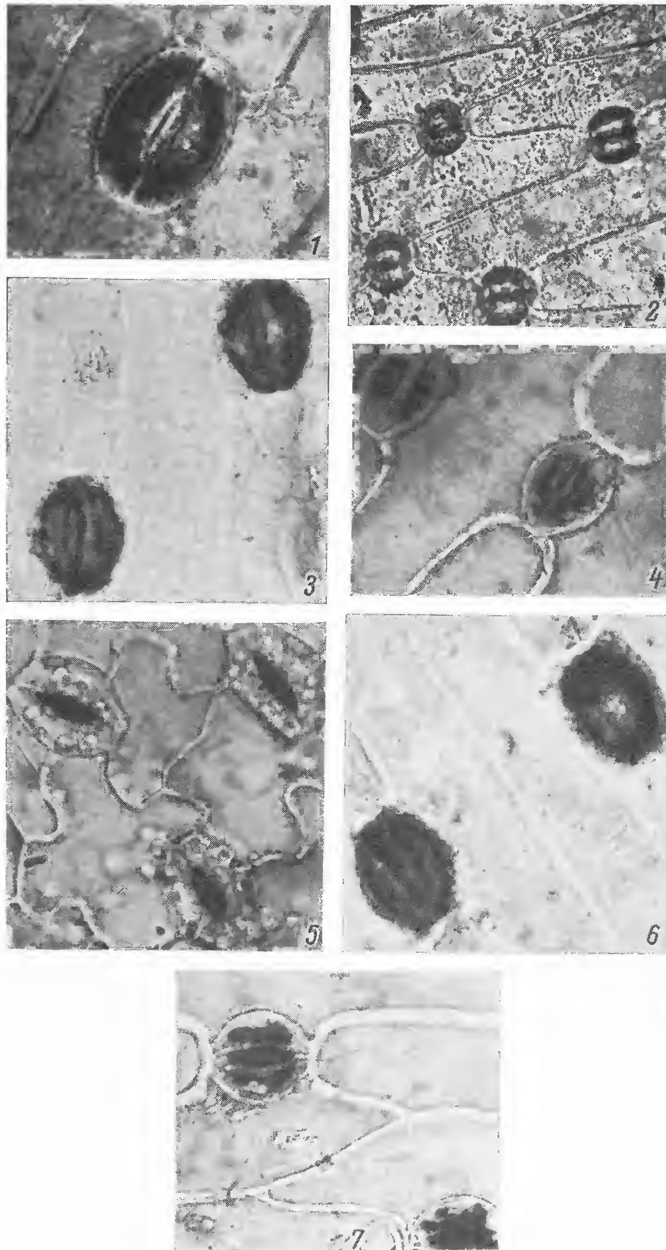


Рис. 1. Содержание крахмала в замыкающих клетках листьев.

Устьица открыты: *1* — *Tulipa hybrida* hort., *2* — *Iris germanica*, *3* — *Hippeastrum hybridum* hort., *4* — *Convallaria majalis*, *5* — *Taraxacum officinale*; устьица закрыты: *6* — *Hippeastrum hybridum* hort., *7* — *Convallaria majalis*. Увел.: *1*, *3*, *4*, *6*, *7* — 390; *2* — 196; *5* — 780.

К с. 320

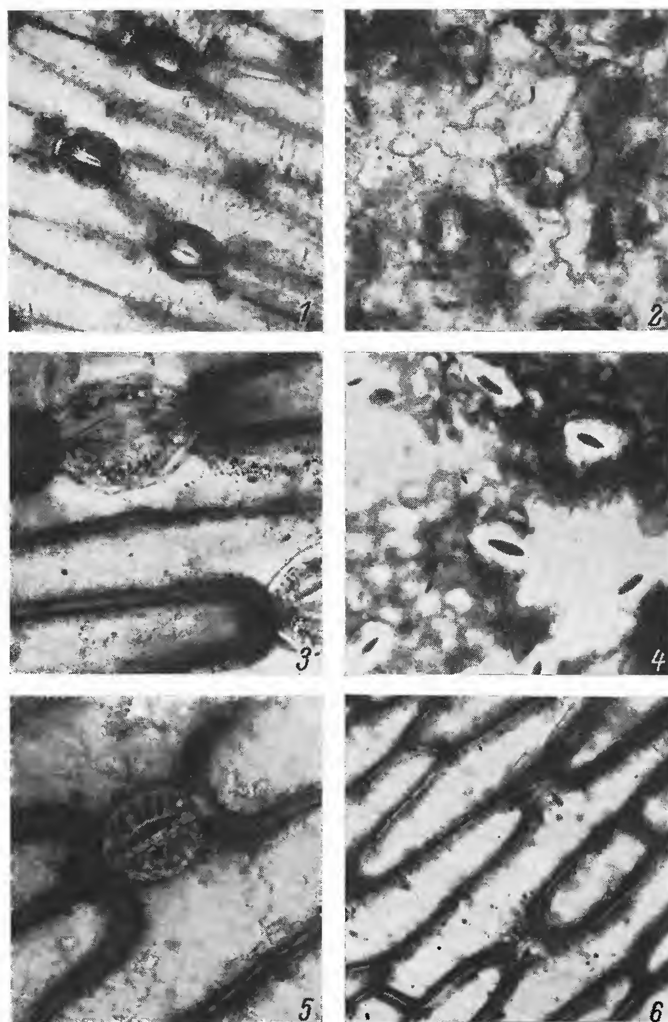


Рис. 2. Содержание калия в эпидерме листьев.

Устьица открыты: *1* — *Hippeastrum hybridum* hort., *2* — *Taraxacum officinale*; устьица закрыты: *3* — *Hippeastrum hybridum* hort., *4* — *Taraxacum officinale*, *5* — *Convallaria majalis*, *6* — *Iris germanica*. Увел.: *1*, *6* — 196; *2*—*5* — 390.

К с. 320

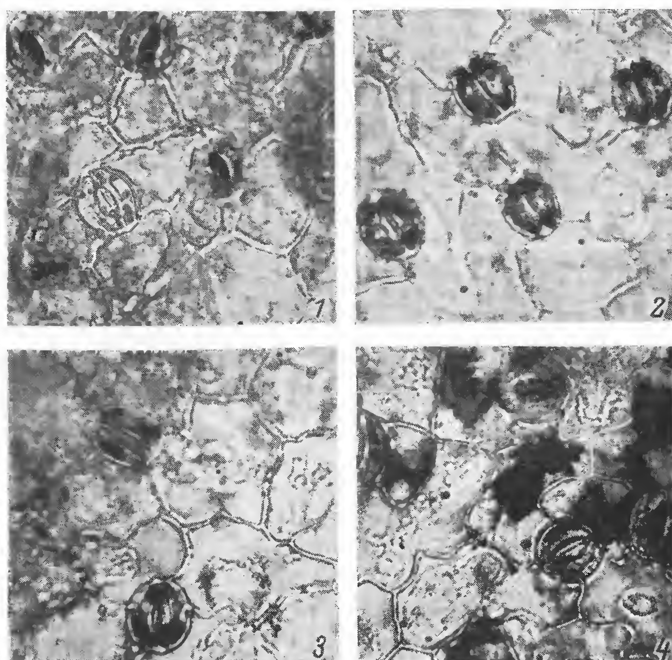


Рис. 3. Влияние АБК на содержание калия и крахмала в замыкающих клетках листьев *Beta vulgaris*, ×390.

Устьица закрыты: *1* — контроль, крахмал; *2* — АБК, крахмал; устьица открыты: *3* — контроль, K^+; *4* — АБК, K^+.

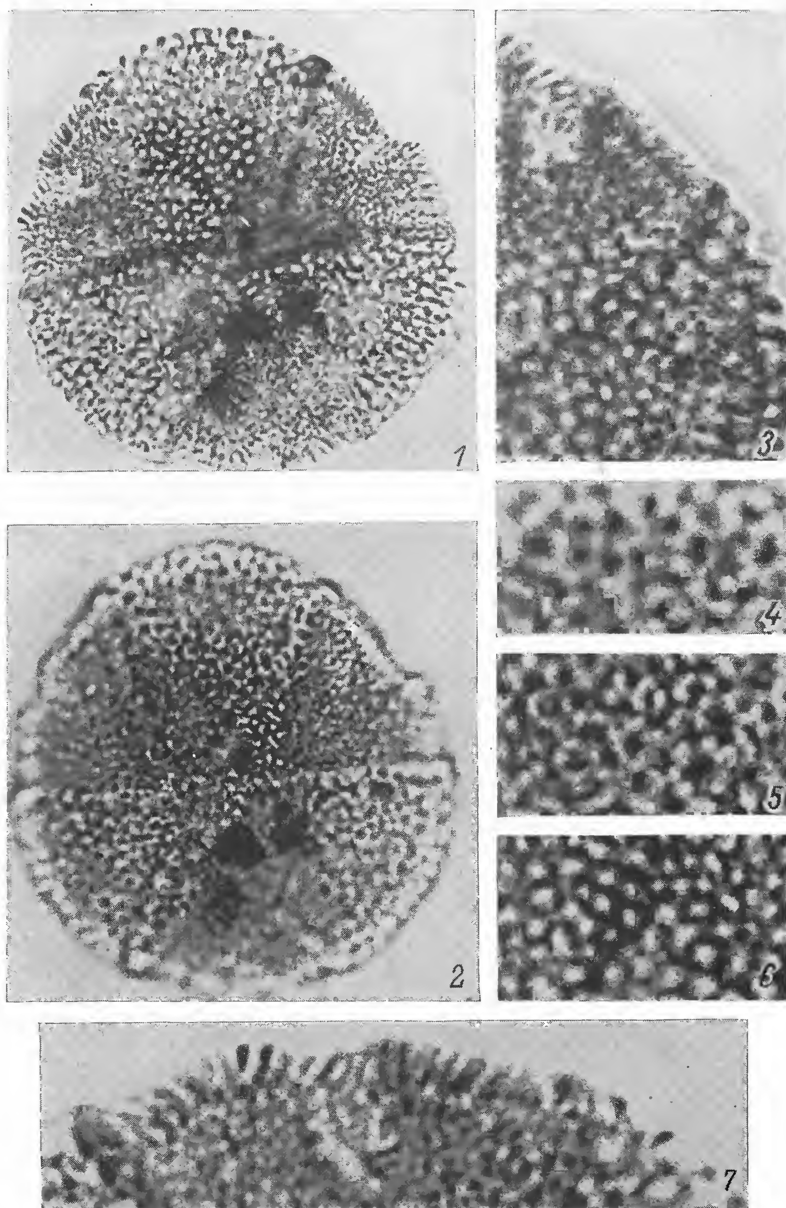


Рис. 2. Пыльцевое зерно *Caesalpinia neogenica*.

1, 2 — общий вид при различной фокусировке; *3* — деталь перехода мезокольпиума к маргокольпиумам и характер апертуры; *4—6* — деталь скульптуры мезокольпиума при высоком положении тубуса микроскопа (*4*) и при постепенном его опускании (*5, 6*); *7* — деталь скульптуры маргокольпиума и краевых частей мезокольпиума. Полярная проекция; увел.: *1, 2* — 1000; *3—6* — 2000; *7* — 2300.

1 р. 90 к.

Индекс
70056